Rhizodermis, Hypodermis und Endodermis der Farnwurzel.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

UNIVERSITÄT MARBURG

VORGELEGT VON

GEORG RUMPF

AUS MARBURG.

MARBURG 1904.

Rhizodermis, Hypodermis und Endodermis der Farnwurzel.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

UNIVERSITÄT MARBURG

VORGELEGT VON

GEORG RUMPF

AUS MARBURG.

MARBURG 1904.

Von der Fakultät als Dissertation angenommen am 24. Februar 1904.

Referent: Herr Prof. Arthur Meyer.

Mit 4 Tafeln erschienen als 62. Heft der Bibliotheca botanica, 1904, bei Erwin Nägele, Stuttgart.

Druck von Carl Rembold, Heilbronn a. N.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Einleitung 1

II. Das Epiblem 6

III. Hypodermen und hypodermatische Rindenschichten 15

IV. Die Endodermis 18

1. Bau der Primärendodermzellen 19

2. Bau der Sekundärendodermzellen 25

3. Schluß der Endodermis 30

V. Die mechanischen Verdickungszonen der inneren Rinde in ihrer Beziehung zur Endodermis 36

Literaturverzeichnis 42

Erklärung der Tafeln 45

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554035_0081

I. Einleitung.

Die unter Leitung von Herrn Prof. Arthur Meyer entstandene Arbeit von Karl Kroemer (Bibliotheca botanica, Heft 59, 1903) hat zur Klärung und Vertiefung unserer Kenntnisse vom Baue der Wurzel der Angiospermen beigetragen. Als Fortschritt ist besonders die genauere Charakterisierung verschiedener Zellarten der Angiospermen-Wurzel zu betrachten, welche durch die Anwendung der Gesichtspunkte erreicht worden ist, die im Ersten mikroskopischen Praktikum (1898, Jena) aufgestellt worden sind (Kroemer, S. 12). Es wurde auf Veranlassung von Herrn Prof. Meyer zuerst der Begriff und Namen Rhizodermis (Wurzelhaut) geschaffen. Rhizodermen sind „ein- oder mehrschichtige Gewebe, welche ontogenetisch aus einer einschichtigen, embryonalen Zelllage (Protoderm) hervorgehen und hauptsächlich zur Aufnahme von Wasser und Salzen dienen" (Kroemer, S. 12). Herr Prof. Meyer möchte jetzt noch hinzufügen: „ferner endogen entstehen." Dieses Moment, welches auch das Fehlen der Kutikula leicht verständlich macht, unterscheidet die „Rhizodermis" scharf von der „Epidermis". Ich schildere später die endogene Entstehung der Wurzelhaut der Farne genauer mit Rücksicht auf die Schleimschicht, welche statt der Kutikula der Epidermis die Aufzellen bedeckt. Von der Wurzelhaut gibt es bei den Angiospermen verschiedene Arten: 1. das Epiblem oder die normale Wurzelhaut, deren Elemente Epiblemzellen oder Aufzellen genannt worden sind, 2. das mehrschichtige Epiblemgewebe (Aufzellengewebe) (Kroemer, S. 26), 3. das ein- oder mehrschichtige Velamen, dessen Einzelzellen Velamenzellen genannt wurden. Zweitens wurde der Begriff der Hypodermis schärfer gefaßt; von den verschiedenen Arten der Hypodermis fanden sich bei den Angiospermen besonders die „Interkuten" häufig. Sie bestehen hauptsächlich aus einer Zellart, die jetzt Herr Prof. Meyer charakterisieren und zum Unterschied von den Endodermzellen als „Interkutiszellen" bezeichnen möchte. Sie sind den Endodermzellen (Prakt. 1898, S. 29) zwar ähnlich, unterscheiden sich jedoch von ihnen durch das Fehlen des Casparyschen Streifens. Außer den Interkuten finden sich bei den Angiospermen Collenchym-, Parenchym- und Φ-Zellenhypodermen. Bei den Zellen der Endodermis wurden 3 Entwicklungszustände scharf auseinandergehalten, der Primär-, Sekundär- und Tertiärzustand (Kroemer, S. 87). Alle die genannten Zellschichten und Zellarten sind nun in der Arbeit von Kroemer einer genaueren Untersuchung unterworfen worden. Bei den Zellarten wurden Zellwand und Protoplast untersucht. Die Rhizodermis, Hypodermis und Endodermis wurden nach Entwicklungsgeschichte und definitivem Bau erforscht, und die Beziehungen zwischen der Entwicklungsgeschichte dieser Gewebe in den verschiedenen Wurzeln festgestellt.

Herr Prof. Meyer hatte schon der Arbeit Kroemers eine Anschauung über die physiologische Leistung des Epiblems, der Interkutis und der Primär- und Sekundärendodermis mit auf den Weg gegeben, welche vorzüglich auf S. 128 und 129 der Kroemerschen Arbeit kurz umschrieben ist. Sie stellt durchaus das physiologische Verhalten dieser Schichten gegen die in Wasser gelösten Stoffe in den Vordergrund der Betrachtung und faßt das Verhalten dieser Zellschichten gegen das Wasser sowie deren mechanische Eigenschaft als für die Erklärung der Morphologie und Topographie derselben nebensächlich auf. Was an dieser Aufassung Neues und Altes (z. B. S. 129, S. 133) ist, und was für und gegen dieselbe vorzubringen ist (S. 129 u. f.), findet sich bei Kroemer erörtert. Sie soll vorläufig durchaus nur

als heuristisches Moment gewürdigt werden. Auch für meine Arbeit, sowie für die Arbeiten über unseren Gegenstand, die noch im Entstehen begriffen sind, hat die Hypothese wesentliche Dienste geleistet. Da diese, wie Herr Prof. Meyer aus einer Bemerkung Haberlandts (Physiologische Pflanzenanatomie, 1904, S. 353), sowie aus den Kapiteln II und III D dieses Werkes hervorzugehen scheint, zum besseren Verständnis wohl noch einmal einer kurzen Zusammenfassung bedarf, so soll diese mit den Worten des Herrn Prof. Meyer hier nochmals Platz finden. Weil sie sich an die ebenfalls im primären Bau verharrenden Farnwurzel am besten anschließen, sollen die hoch entwickelten Wurzeln der Monokotyledonen in den Vordergrund der Betrachtung gestellt werden. Herr Prof. Meyer sagt also:

„Die Monokotyledonenwurzel, welche, wenn sie genügend alt ist, an der Spitze (oben) als ein Organ für die Aufnahme des Bodenwassers und dessen Salzen fungiert, an der Basis (unten) dagegen nur Leitungsorgan für Wasser und Nährstoffe ist, wird überall von einer Lösung der Nährstoffe durchflutet, welche sich in den Membranen der Zellen bewegt. Oben ist sie von einer, das Bodenwasser aufnehmenden, Rhizodermis bedeckt, deren verbreitetste Unterart das Epiblem ist. Letzteres besteht aus einer Schicht von Epiblemzellen, welche niemals von einer Kutikula bedeckt sind. Als eine partielle Ausstülpung der Außenwand dieser Zellen, deren Membranstruktur meist völlig mit der Struktur der Außenwand der Epiblemzelle übereinstimmt, ist das Wurzelhaar zu betrachten. Die Protoplasten des Epiblems bewirken die Aufnahme des Wassers und, mit Auswahl, der Bodensalze, und so fließt auch in den Radialwänden fortgesetzt in zentripetaler Richtung ein Wasserstrom, so daß von vorneherein durch sie kein Austritt von Reservestoffen in das umgebende Wasser erfolgen wird, doch finden wir in manchen Fällen Verstopfung der Membranen an passenden Stellen durch Kutisierung etc. Auch findet der Membranstrom der Nährstoffe allermeist einen mechanischen Widerstand an Membranverstopfungen, welche die Interkuten in ihren Zwickeln und Radialwänden ausführen. Diese gerade bei Wurzeln feuchter Standorte am besten ausgebildeten Interkuten liegen direkt unter dem Epiblem und sind schon während der lebhaften Aufnahmetätigkeit des letzteren mit einer ringsum laufenden Suberinlamelle versehen, welche den Durchtritt von Reservestoffen nach den Epiblemzellen mechanisch verhindert, Wasser jedoch wahrscheinlich noch reichlich hindurch lassen kann, wenn es der Protoplast gestattet. Zwischen den so geschlossenen Interkutiszellen finden sich besonders organisierte Kurzzellen, oder es bleiben wohl auch nur Interkutiszellen offen, welche den Austritt der Nährstoffe mittelst ihres Protoplasten verhindern, den Eintritt der Nährsalze gestatten und regulieren, den des Wassers vielleicht erleichtern.

Im radialen Leitbündel der Wurzel fließt, dem Wasserstrom entgegen, der Strom der Reservestoffe. Daß er nicht nach der Rinde ausweiche, dafür sorgt die Endodermis, welche stets aus prinzipiell gleichen Endodermzellen besteht. Diese können in drei morphologisch und physiologisch ganz verschiedenen Entwickelungszuständen auftreten, von denen jeder für sich dauernd werden kann, so daß wir drei Arten von Endodermzellen zu unterscheiden haben, 1) die Primärendodermzellen, 2) die Sekundärendodermzellen und 3) die Tertiärendodermzellen. Die Primärendodermzellen sind durch das unverkorkte[1], substanziell eigenartige Casparysche Band ausgezeichnet, welches anscheinend den Nährstoffen des Membranstromes den Durchtritt durch die Radialwände der Endodermzellen völlig verschließt, Wasser aber wohl leicht durchläßt.[2] Eine besondere mechanische Bedeutung kommt dem Casparyschen Bande durchaus nicht zu. Die Regulierung des Ein- und Austrittes der verschiedenen Stoffe in Rinde und Leitbündel besorgt der Protoplast der Primärendodermzellen allein.

---

[1] Charakteristisch für den einseitigen Standpunkt Haberlandts ist es, daß er (1904, S. 325) den Ausdruck „verkorkt“ für das Casparysche Band beibehält und sich bemüht, dieses unzweckmäßige Vorgehen zu begründen. Bei kritischer Betrachtung der Kapitel II, V. Abschn. und III D, VII. Abschn. der Aufl. 3 und der entsprechenden Kapiteln der Aufl. 2 wird man auch erkennen, daß die Arbeit Kroemers überhaupt in eigenartiger Weise in der physiol. Pflanzenanatomie Haberlandts Berücksichtigung gefunden hat.

[2] Wie Herr Rumpf zeigt, tritt bei den Farnen in Übereinstimmung mit dieser Anschauung der Casparysche Streifen zuerst über den Siebröhren auf.

In etwas älteren Teilen der Wurzel können sich nun die Primärendodermzellen in Sekundärendodermzellen verwandeln, ähnlich wie sich oft Parenchymzellen im späteren Alter durch Auflagerungen von besonders gestalteten Verdickungsschichten in Sklerenchymelemente verwandeln können. Diese Verwandlung geschieht wesentlich dadurch, daß eine rings geschlossene, sich fest mit dem Casparyschen Streifen verkittende Suberinlamelle der Wand der Primärzelle aufgelagert wird. Durch diese Suberinlamelle wird der Protoplast entlastet, denn sie hindert nach meiner Meinung den Durchtritt von Nährstoffen durch die Tangentialwände, während sie dem Durchtritt des Wassers wohl kaum einen erheblichen Widerstand entgegensetzt. Der Schluß der Endodermis (für den Durchtritt von Nährstoffen) durch die Ausbildung von Sekundärendodermzellen findet zuerst in Längsstreifen über den Siebsträngen statt, um dort den direkten Austritt der Reservestoffe nach der Rinde aufzuheben, und vollzieht sich von da aus nach den Tracheensträngen zu, soweit als es das Bedürfnis des Nährstoffaustausches zwischen Rinde und Leitbündel gestattet. So kommt es zustande, daß die Endodermis an der Spitze der Wurzel, in welcher das mit Nährsalzen beladene Wasser, den eventuellen Reservestoffen, die nach der Rinde ausweichen möchten, entgegen nach den Tracheen strömen soll, am weitesten offen bleibt, unten mehr und mehr sich schließt. Die Primärendodermzellen, welche in dem Gewebe der Sekundärendodermzellen liegen, ermöglichen und regulieren die Nährstoffwanderung durch die Endodermis und gestatten vielleicht auch einen etwas leichteren Wasserdurchtritt.

Bei morphologisch und physiologisch hoch entwickelten Wurzeln wird zuletzt auch die Endodermis in zweckmäßiger Weise zugleich zu einer mechanisch schützenden Sklerenchymschicht umgebildet, indem die Sekundärendodermzellen durch weitere Auflagerung von dicken Lagen von Celluloselamellen auf die Membran zu Tertiärendodermzellen werden. Nur diese Tertiärendodermzellen also sind auch für die Festigung der Wurzel und für den mechanischen Schutz des Leitbündels wirkende Elemente.“

Schon bei Beginn der Arbeit von Kroemer hatte Herr Prof. Meyer die Absicht, die bei den Angiospermen vorliegenden Verhältnisse mit denen vergleichen zu lassen, die sich bei andern wurzelbildenden Pflanzengruppen vorfinden; ich habe schon vor Abschluß der Arbeit Kroemers mit der vorliegenden begonnen und außerdem sind verschiedene andere seiner Schüler mit der Bearbeitung der Morphologie und Physiologie der Rhizodermis, Hypodermis und Endodermis der Wurzeln und Achsen beschäftigt. Mir fiel die Untersuchung der lepto- und eusporangiaten Farne zu (mit Ausschluß der Marsiliaceen und Salviniaceen).

Mit Rücksicht darauf, daß wir in den lebenden Farnen wenig veränderte Vertreter einer alten Pflanzengruppe vor uns haben, die lange vor den Angiospermen bestand, erschien es besonders interessant, die Farnwurzel bezüglich des Vorkommens, des Baues und der Entwicklungsgeschichte der für die Angiospermen so genau untersuchten Zellformen und Zellschichten zu prüfen. Es war von vornherein zu erwarten, daß die Farnwurzeln in den von uns ins Auge zu fassenden Momenten einfacher sein mußten als die Angiospermenwurzeln, und da die Eusporangiaten nachweislich die paläontologisch älteren sind als die Leptosporangiaten, so war zu erwarten, daß diese die komplizierten, jene die einfacheren Verhältnisse zeigen würden. Es mußten sich dann weiter unter anderem Anhaltspunkte dafür ergeben, welche von den bei den Angiospermen beobachteten Erscheinungen als die älteren, welche als die später erworbenen zu betrachten sind, und es mußte sich zeigen, ob die bei den Farnen auftretenden Bildungen alle als Vorläufer der bei den Angiospermen vorkommenden angesehen werden können, oder ob die Differenzierung der Zellarten und Gewebe, die wir hier berücksichtigen, bei den Farnen andere Wege eingeschlagen haben als bei den Angiospermen.

Die vorliegende, unter Leitung des Herrn Prof. Arthur Meyer im botanischen Institut der Universität Marburg entstandene Arbeit hat in der Tat in letzt erwähnter Richtung einige interessante Resultate ergeben. Unter anderem ist für die Rhizodermis der Farne nachgewiesen worden, daß sie prinzipiell der der Angiospermen gleicht; ihre Aufzellen verhalten sich ähnlich wie die Aufzellen von Drosophyllum, Nepenthes und Myriophyllum unter den Angiospermen (Kroemer, S. 15). Es gibt bei den Farnen aber nur zwei Typen, während bei den Angiospermen eine große Anzahl von komplizierten Bau-

typen der Aufzellen, bezw. von deren Wänden zu verzeichnen ist. Von Hypodermen habe ich nur ein paar eigenartige Fälle gefunden, und Interkuten, sowie Interkutiszellen habe ich in keinem Falle beobachtet. Letztere Zellart scheint also phylogenetisch relativ spät entstanden zu sein. Interessante Resultate ergab die Untersuchung der Endodermen. Es zeigte sich, daß Primär- und Sekundärzustand der Endodermzellen in allen Stücken dem der Angiospermen glich. Nur fand sich in vielen Fällen im Sekundärzustand statt der ringsherum erfolgenden Auflagerung einer Korklamelle eine einseitige Auflagerung der letzteren, die aber in interessanter Weise die gleiche feste Verbindung mit dem Casparyschen Band eingeht, wie sie von Kroemer (S. 100) für die Suberinlamelle der Angiospermen nachgewiesen worden ist. Auffallenderweise fehlt den Sekundärendodermzellen eine der Suberinlamelle aufgelagerte „Celluloselamelle“ stets. Wir dürfen vielleicht die Sekundärendodermzellen mit halber Korklamelle als ein phylogenetisches Vorstadium des Baues der Sekundärzellen bei den Angiospermen betrachten. Tertiärendodermzellen scheinen bei den Farnen niemals vorzukommen. In Übereinstimmung mit dem über das phylogenetische Alter der eusporangiaten und leptosporangiaten Filicinen Gesagten ist noch hervorzuheben, daß in der Tat die phylogenetisch älteren eusporangiaten Formen nur Primärendodermzellen besitzen, während alle leptosporangiaten Filicinen mit Ausnahme der relativ alten Familien der Osmundaceen, vielleicht auch der Hymenophyllaceen, Sekundärendodermzellen besitzen.

Ich beginne die Darstellung der Resultate meiner Arbeit damit, daß ich einen kurzen Überblick über die äußere Morphologie des Wurzelsystems der Farne und über den anatomischen Bau der Farnwurzel gebe.

Eine typische Farnwurzel[1] besitzt eine Wurzelhaut in Gestalt eines Wurzelhaare führenden, braunwandigen Epiblems. Eine typische Hypodermis wird, wie mir meine Untersuchungen zeigten, fast niemals ausgebildet, nur bei den Wurzeln von Onoclea sensibilis und Cystopteris fragilis können wir von einer solchen sprechen. Einige Formen verdicken und bräunen ihre peripheren Rindenschichten, die dann einen hypodermalen Charakter annehmen. Wir werden sie unter dem Namen „hypodermatische Rindenschichten“ beschreiben. Das Rindenparenchym der Farnwurzeln ist entweder durchweg dünnwandig und dunkelbraun, oder es zerfällt in eine äußere, dünnwandige Partie und in eine innere, stark sklerenchymatisch verdickte Zone, die im V. Kapitel dieser Arbeit behandelt wird. An das Rindenparenchym schließt sich eine typische Endodermis an. Das Leitbündel ist gewöhnlich von diarchem Bau.[2] Etwa in den Brennpunkten seines elliptischen Querschnittes werden die ersten Tracheen angelegt, deren zentripetale Ausbildung relativ langsam erfolgt (Taf. IV, Fig. 83, 86 t). Der englumige Siebteil besteht aus zwei mondsichelförmigen Komplexen, die symmetrisch im oberen und unteren Teil der Ellipse liegen. Leitbündelparenchym begleitet rings die Gefäße, trennt sie von dem Siebteil und grenzt auch in den meisten Fällen an die Endodermis. Die periphere Lage des Parenchyms ist wohl als Pericykel bezeichnet worden.

Die Wurzeln sind, mit Ausnahme der Keimwurzel, Adventivgebilde; sie entstehen meistens aus der Achse, seltener aus den Basalstellen der Blattstiele und werden auch hier vor der Ausbildung der Blätter angelegt. Wurzellos sind einige Hymenophyllaceen; es sind bei diesen nur Rhizoide vorhanden. Ein lederartiges, gelbes Aussehen haben die Wurzeln von Ophioglossum, Botrychium, Angiopteris, Marattia. Bei den leptosporangiaten Farnen sind sie braun bis schwarz, nur die Spitze hat stets ein hellgelbes Aussehen.

---

[1] Wenn ich von einer typischen Farnwurzel spreche, so denke ich dabei an Wurzeln aus der Klasse der leptosporangiaten Filicinen, die durchschnittlich einheitlich gebaut sind. Auf die abweichenden Bildungen der Wurzeln der eusporangiaten Filicinen gehe ich bei Besprechung der einzelnen Gewebeschichten ein.

[2] Ophioglossum vulgatum hat, wie bekannt, ein monarches Leitbündel; bei Botrychium Lunaria war monarcher, diarcher und triarcher Bau zu beobachten. Triarches Leitbündel haben nach meinen Untersuchungen ferner Aspidium falcatum, Dennstaedtia davallioides, Didymochlaena lunulata, Gleichenia flabellata, Gl. polypodioides (nach Russow 1872. S. 97), und bisweilen Todea barbara. Gleichenia glauca besitzt pentarchen Bau (nach Russow 1872. S. 97), ebenso Angiopteris evecta und die Wurzeln von Marattia alata. Hexarchen Bau zeigen Trichomanes radicans, Helminthostachys zeylanica (nach Farmer und Freemann 1898. S. 441), und die Wurzelzweige von Marattia alata.

Die Lebensdauer der Wurzeln kann unter Umständen eine recht lange werden; für baumartige Farne ist sie nach Lachmann (1889) eine überraschend lange. Poirault (1893, S. 115) erwähnt, daß die Wurzeln der Ophioglossen 20—25 Jahre tätig sind. Bei Ophioglossum vulgatum korrespondiert die Bildung der Wurzel mit der der Blätter. In jedem Jahr wird nur ein Blatt hervorgebracht und ebenso eine neue Wurzel, so daß die Zahl der Wurzeln das Alter der Pflanze angibt. Meine Beobachtungen an einem Stock mittlerer Größe von Struthiopteris germanica zeigten mir noch 3 Jahre alte tätige Wurzeln. Die Anlage von Wurzelzweigen geschieht aus einer einzigen Endodermzelle, die genau gegenüber den Gefäßgruppen liegt. So kommt es, daß man bei den Farnen die Wurzelzweige in zwei entgegengesetzten Längsreihen angeordnet findet. Wurzeln ohne Wurzelzweige besitzen Botrychium und Ophioglossum, dagegen ist für beide häufig dichotomische Verzweigung beobachtet worden. Nur für Botrychium daucifolium erwähnt van Tieghem et Douliot (1888, S. 389) einige Fälle von Bildung eines Wurzelzweiges. Wie bei den Phanerogamenwurzeln, so können wir auch bei allen typischen Farnwurzeln 4 Regionen unterscheiden, nämlich: 1) Spitze, die den Vegetationspunkt birgt, 2) die kurze, wachsende Region (2—10 mm lang), 3) die von intakten Wurzelhaaren besetzte Zone und 4) die Region, in welcher die Wurzelhaare, die nur kurze Lebensdauer haben, schon abgestorben sind (Göbel, 1898, S. 468). Um ein Bild von der Ausgestaltung eines vollständigen Wurzelsystems zu geben, und um die nach Alter und Funktion verschiedenartigen Wurzeln zu charakterisieren, will ich hier eine Beschreibung eines Wurzelstockes von Struthiopteris germanica folgen lassen.

Ein Stück Ausläufer von 15 cm Länge wurde im Mai 1903 aus dem Boden entnommen. An seiner aufrechten Spitze sitzen 7 große diesjährige Wedel, sowie die Basen abgestorbener Wedel. Die vegetativen Wedel schließen ihrerseits einen Kranz noch eingerollter, fertiler Wedel ein, der wiederum jüngere Wedel mit dem Vegetationskegel umfaßt. Unmittelbar unter den Wedelbasen entspringen 5, 3—25 cm lange Ausläufer mit ergrünter Endknospe. Die Ausläufer sind mit relativ langen, dicken Niederblättern, nach ein Viertel gestellt, versehen. Von Wurzeln finden wir an diesem Verzweigungssystem folgende Arten. Zwischen den Niederblättern der 5 jungen Ausläufer brechen zahlreiche junge Wurzeln mit gut entwickeltem Vegetationspunkt hervor. Die Wurzeln sind dunkelbraun, nach der Spitze zu heller werdend; der Vegetationskegel ist hellgelb. Die jüngsten Wurzeln sind unverzweigt, erreichen aber bisweilen eine Länge von 7 cm. Das Auftreten von Wurzelhaaren ist sehr verschieden. Einige zeigen schon fast von der Spitze an Haare, andere bekommen sie erst in der Region der Wurzelzweigbildung, wieder andere, gerade die an der Basis des Ausläufers sitzenden und selbst die relativ langen, besitzen überhaupt keine Wurzelhaare. Die ältesten Wurzeln zeigen Verzweigung erster Ordnung, Verzweigung zweiter und höherer Ordnung ist nur selten wahrnehmbar. Diese Wurzeln will ich als Wurzeln von der Form A bezeichnen.[1] Es sind dies einjährige, erst im Frühjahr 1903 ausgebrochene Wurzeln.

Dem alten Ausläufer entspringen zahlreiche, tief dunkelbraune, reich verzweigte Wurzeln zwischen den alten Niederblättern. Die Wurzeln werden ein Alter von 2, höchtens 3 Jahren haben. Die Verzweigung ist meist von 1. Ordnung, selten von höherer, sie beginnt schon ziemlich kurz hinter dem Vegetationspunkt, was bei Wurzeln des ersten Jahres nicht der Fall ist. Die Wurzeln sind nicht so dick wie die Wurzeln des 1. Jahres des Rhizoms, die ich später als Form C bezeichne, noch wie die den 5 Ausläufern entspringenden jungen Wurzeln. Sie sind bis 16 cm lang. Ihr Vegetationspunkt ist intakt, hat aber nicht mehr die helle Farbe wie bei den jüngeren Wurzeln. Gleichfalls zu dieser Klasse von Wurzeln will ich Wurzeln rechnen, die den Basen älterer Wedel entspringen, reich verzweigt sind und guten, aber dunkeln Vegetationspunkt haben. Sie zeichnen sich besonders durch viele, äußerst lange Zweige an ihren Basen aus. Die so beschriebenenen Wurzeln will ich als Form B bezeichnen. Es werden dies zweijährige Wurzeln sein, die wohl jetzt nur zum Haften dienen, und deren Tätigkeit in der Vegetationsperiode des Jahres 1902 lag.

---

[1] Ich führe diese Bezeichnungen ein, um die Wurzeln bei späteren Untersuchungen in dieser Arbeit auseinanderzuhalten.

Dem Stammende entspringen nun zahlreiche, lange (bis 28 cm), auf größere Strecken noch unverzweigte Wurzeln. Diese haben einen guten Vegetationspunkt mit heller Farbe, die die Wurzel bis weit hinauf beibehält. Ich will sie als Form C bezeichnen. Sie sind es, die wesentlich in diesem Jahre (1903) den Pflanzen die Nährstoffe zuzuführen haben. Diese Wurzeln werden wohl schon im Herbst des vorhergehenden Jahres oder während des Winters entstanden sein. Auffallend bleibt nur, daß sie bis zum Mai 1903 schon eine so beträchtliche Länge erreicht haben.

Das Stammende stellt einen Kegel dar mit aufsteigender Dachung der Blattbasen. Am äußersten, den Fuß des Kegels einnehmend, sitzen die Blattbasen abgestorbener Wedel rings zu 7 in einem Kreis. Entfernt man diese, so zeigen sich jetzt kurze, dicke Wurzeln — Form D —, die den Basen der vegetativen Wedel, sowie der noch nicht ausgebildeten Wedel entspringen. Diese Wurzeln D sind vielfach plattgedrückt durch die darauf lagernden Wedelbasalteile, zwischen welchen sie hervordringen müssen. Sie haben einen äußerst hellen Vegetationspunkt und sind von der Länge einiger Millimeter bis zu 2 cm. Es sind dies die jüngsten, erst im Frühjahr 1903 entsprungenen Wurzeln. Selbst den Basen ganz junger Wedel entspringen Wurzelspitzen von einigen Millimetern Länge.

Wie bei Struthiopteris, so werden auch bei anderen Farnen die ersten jungen Wurzeln für die nächste Triebperiode schon gegen Ende des vorhergehenden Jahres ausgebildet. So fanden sich junge Wurzeln gegen Ende Dezember bei Gewächshauspflanzen von Trichomanes, Lomaria, Platycerium etc.

Von Nephrolepis tuberosa hatte ich eine Wasserkultur angesetzt, die ich auch hier kurz beschreiben will, da ich Wurzeln derselben an späterer Stelle untersuche.

Ein kleines Pflänzchen von Nephrolepis tuberosa wurde am 9. Februar 1903 in ein mit Knopscher Nährlösung gefülltes Gefäß gesetzt. Die Kultur kam gut fort; erst gegen Ende des Jahres begannen die Blätter, von denen sich mehrere neu gebildet hatten, krankhaft zu werden und zu vergilben. Die schon vorhandenen Wurzeln wuchsen weiter, und es bildeten sich reichlich neue mit guten, hellen Wurzelspitzen. Selbst Ausläufer mit jungen, grünen Wedelknospen entsprangen dem Stammende, die aber, da sie gezwungen waren, unter Wasser fortzuwachsen, sich nicht weiter entwickelten. An ihnen bildeten sich auch die für Nephrolepis tuberosa typischen Knollen. Gegen Ende Juli 1903 fand sich bei näherer Betrachtung des reich verzweigten Wurzelsystems, daß fast sämtliche Wurzeln, denen ehemals die Hauptfunktion zukam, und die stark entwickelt waren, jetzt an der Spitze abgestorben waren. Sie haben sich aber reichlich verzweigt und sehr lange Wurzelzweige 1. Ordnung gebildet, die sich nochmals verzweigen. Die Wurzelzweige sind bis 8 cm lang, wogegen das Stück der abgestorbenen Wurzel 6 cm lang ist. Die Wurzelhaarbildung (s. auch Kap. II) der in Wasser gewachsenen Wurzelzweige 1. und 2. Ordnung ist sehr spärlich. Sie beginnt bei ersteren im Abstand von ca. 2—3 mm.

Die in dieser Arbeit anatomisch untersuchten Wurzeln wurden in 80 % Alkohol eingelegt, und dieses Material wurde gewöhnlich zur Untersuchung verwandt. Nur in einzelnen Fällen wurde auch direkt frisches Material benutzt, und wird dies an den betreffenden Stellen besonders erwähnt. Ich untersuchte so die Wurzeln von 50 Gattungen mit 110 Arten.

II. Das Epiblem.

Die Wurzelhaut der Farne ist durchweg ein normales, einschichtiges Epiblem. Es ist dies die Zellschicht, welche in den Arbeiten von Poirault, Russow und van Tieghem über Farne als „assise pilifère“ bezeichnet wird. Die Initiale für das Epiblem (Taf. IV, Fig. 94 ep) wird nach van Tieghem (1888, S. 370) sehr früh, fast gleichzeitig mit der Initiale für die Endodermis abgesondert. Schon im 3. Stadium der Teilung eines von der Scheitelzelle abgeschnürten Segments erfolgt die definitive Ausbildung der Epibleminitiale. Von der Scheitelzelle werden durch zu den Seitenwänden parallele Teilwände in successiver Weise Segmente abgeschnürt. Ein derartiges Segment

erleidet zunächst durch eine antikline Wand eine Zweiteilung (1. Stadium der Teilung) [Taf. IV, Fig. 94. 1.] In der nach innen gelegenen Zelle tritt alsdann eine weitere antikline Wand auf (2. Stadium [Taf. IV, Fig. 94. 2]. Es sind so 3 Zellen entstanden, von denen die innerste zur Initiale des Leitbündels (c) wird. Nunmehr trennt sich aus der äußeren der 3 Zellen durch eine antikline Wand die Initiale für das Epiblem ab, während aus der mittleren durch eine mehr nach innen zu gelegene Wand die Initiale für die Endodermis abgekammert wird (3. Stadium) [Taf. IV, Fig. 94. 3. ep, e]. Das Übrige wird Rindenparenchym. Gleichzeitig hiermit wird aus der innersten der 3 Zellen, der Initiale für das Leitbündel, in gleicher Weise die Initialzelle für das sogenannte Pericykel herausdifferenziert. Es ist dies die Ansicht van Tieghems (1888, S. 370) und Rosens (1895), während Lachmann (1885, S. 605) und Strasburger (1891, S. 443) behaupten, daß Endodermis und Pericykel aus einer gemeinsamen Initiale hervorgehen.

Auf Grund ihres anatomischen Baues haben wir nach meinen Untersuchungen 2 Typen von Epiblemzellen bei den Farnwurzeln zu unterscheiden. Der erste Typus ist durchweg den leptosporangiaten Filicinen eigen und wird charakterisiert durch ein dünnwandiges, dunkel- bis hellbraun gefärbtes, relativ kleinzelliges Epiblem, das ohne Ausnahme Wurzelhaare trägt. Der 2. Typus, welcher bei den eusporangiaten Filicinen vorkommt, wird dargestellt durch ein farbloses, relativ großzelliges Epiblem, mit dicker, geschichteter und außen verschleimender Außenwand, die nur in seltenen Fällen Wurzelhaare hervorbringt. Wir wollen beide Typen getrennt besprechen und an vereinzelten Beispielen auf Besonderheiten hinweisen.

Das zuerst genannte Epiblem, das der leptosporangiaten Filicinen habe ich bei 46 Gattungen aus 6 Familien untersucht; nur aus der Familie der Parkeriaceen stand mir kein Material zur Verfügung. Überall erwiesen sich die Epiblemzellen als dünnwandig und hell- bis dunkelbraun gefärbt.

Auf dem Querschnitt betrachtet, zeigt sich die Außenwand etwas vorgewölbt. Die Epiblemzellen sind meist kleiner als die der angrenzenden Rindenzelllagen und fast von gleicher tangentialer wie radialer Breite. Ihre Querschnittsform ist die eines Vierecks bezw. Fünfecks. So liegen gewöhnlich 2—3 Epiblemzellen über einer Rindenzelle, wie dies bei Aspidium Filix mas (Taf. I, Fig. 1), Athyrium Filix femina u. a. der Fall ist. Von größerem Zelllumen sind dagegen z. B. die Aufzellen von Cystopteris fragilis (Taf. I, Fig. 2) und Onoclea sensibilis, und auf dem Querschnitt stark tangential gedehnt erweisen sich die Aufzellen von Acrostichum axillare. Die radiale Breite schwankt bei den von mir untersuchten Formen zwischen 15 bis 45 μ, die Breite in tangentialer Richtung zwischen 10 bis 65 μ. Von der Fläche betrachtet zeigt sich das Epiblem als recht verschiedenartig gestaltet. Am häufigsten ist ein Epiblem, dessen Zellen unregelmäßig gestaltet sind, und bald längere, bald kürzere, doch stets vierseitige Zellen zeigt. Die Länge der Zellen schwankt sehr, so bei Aspidium Filix mas 90—170 μ, Athyrium Filix femina 110—200 μ, Dennstaedtia davalliodes 40—100 μ (Taf. I, Fig. 4), Grammitis Ceterach 170—280 μ. Von eigentlichen Kurzzellen ist bei dieser Art von Epiblem jedoch nicht zu sprechen. Eine andere Flächenansicht bietet z B. das Epiblem von Asplenium alatum (Taf. I, Fig. 3), dessen Zellen, von der Fläche gesehen, ziemlich gleichmäßig geformt sind, von etwa quadratförmiger Gestalt; nur selten sind längliche Zellen eingesprengt. Die Epiblemzellen nehmen so fast vollkommen die Gestalt eines Kubus an, da Länge, radiale und tangentiale Breite nur wenig voneinander verschieden sind. Diese Art von Epiblem besitzen ferner Acrostichum axillare, Didymochlaena lunulata, Goniophlebium glaucophyllum, Neottopteris australasiaca, Platycerium Stammaria und Selliguea Fée i. Kürzere und längere Aufzellen setzen das Epiblem von Trichomanes radicans (Länge der Aufzellen 50—170 μ) und von Ceratopteris thalictroides (Länge der Aufzellen 85—320 μ) zusammen. Ein Epiblem mit typischen Lang- und Kurzzellen ist allein zwei Vertretern der Familie der Schizaeaceen, Aneimia Phyllitidis und Mohria caffrorum, eigen. In der Aufsicht wechseln kurze quadratförmige oder runde Zellen mit langgestreckten, länglichen ab. Erstere tragen allein die Wurzelhaare. Diese Kurzzellen sind zuweilen förmlich zwischen die länglichen Zellen hineingesprengt. Die Länge der Kurzzellen beträgt bei Aneimia 40—50 μ, bei Mohria 45—65 μ, die

der Langzellen bei ersterer Form 120—290 μ, bei letzterer 220—270 μ. Die Membranen der Epiblemzellen sind unter sich von ziemlich gleicher Dicke. Ich habe die Dicke der Außenwände bei 46 verschiedenen Formen gemessen, und schwankte die Dicke der Außenwand der Aufzellen von 0,2—0,8 μ. So betrug sie bei

Balantium antarcticum . . .	0,2 μ
Aspidium Filix mas	0,5 μ
Grammitis Ceterach	0,5 μ
Lomaria gibba	0,3 μ
Onoclea sensibilis	0,6 μ
Scolopendrium vulgare . . .	0,8 μ
Struthiopteris germanica . . .	0,2 μ
Osmunda regalis	0,3 μ etc.

Dickere Außenwände wurden nur gefunden bei

Ceratopteris thalictroides . . .	1 μ
Pellaea Wrightii	1 μ
Blechnum brasiliense	2 μ
(bei in die Luft ragenden Wurzeln)	
Trichomanes radians	3 μ

Für die Dicke der Außenwand der Aufzellen bei den Angiospermen gibt Kroemer (S. 13) die Zahlen 0,27— 4 μ an.

Bei Trichomanes erwies sich auch die Außenwand als geschichtet. Ferner zeigen sich hier in der Außenwand, von der Fläche betrachtet, unregelmäßige, hellere und dunklere, quergestellte Streifen. Es wird dies auf einem Zerreißen der äußersten Lamelle der Aufzellenwand bei der Längsstreckung der Zelle beruhen. Die gleiche Erscheinung zeigte sich auch bei Fadyenia prolifera (Taf. I, Fig. 5). Die Querwände der Epiblemzellen sind anfangs glatt mit runden Tüpfeln; später wird, wie ich dies für Onoclea sensibilis beobachten konnte, auch ein Leistenwerk wie auf den Wandungen der Parenchymzellen aufgelagert, mit länglichen Tüpfeln darin.

Eine Kutikula kommt der Wurzelhaut der Farne ebensowenig zu wie der der Angiospermen. Wie schon erwähnt, ist die Membran der Epiblemzellen mit den der Farnwurzel eigentümlichen braunen Farbstoffen imprägniert, die nach Walter (1890, S. 15) Phlobaphene sind. Poirault (1893, S. 117) gibt an, daß die Wurzelhaare der Farne im Alter eine sehr charakteristische braune Farbe annehmen, „due à l'imprégnation des membranes par une substance désignée sous le nom très impropre d'acide filicitannique." Meinen Beobachtungen nach tritt aber die Braunfärbung schon sehr früh auf. Karsten (1895, S. 174) sieht in den Membranen der Wurzelhaare und Rindenzellen eine Modifikation verkorkter Wände, „die eine Mittelstufe zwischen Kork und Cellulose darstellt." Er bezeichnet sie als „leicht verkorkt". Er zeigt schon, daß diese Eigenschaft den Wurzelhaaren und dem Epiblem von ihrem ersten Auftreten gleich hinter dem Scheitel zukommt. Er hält diese Wände leicht für Wasser durchlässig, „denn sonst könnten sie eben nicht in Wurzelhaaren Verwendung finden." Er erwähnt auch die Einwirkung von Reagentien auf diese braunen Membranen, und stimmen seine Beobachtungen mit den meinigen überein. Selbst tagelanger Einwirkung von Schwefelsäure leisten die Membranen Widerstand. Chromsäure greift dagegen die braunen Membranen an und löst sie nach einiger Zeit. Kalilauge, auch in erhitztem Zustande, verändert sie nicht; es treten auch, wie ich beobachtete, keine Seifenmassen heraus. Chlorzinkjod ergibt keine Cellulosereaktion. Schon nach kurzer Einwirkung von Eau de Javelle (5—10 Min.) verschwindet die Braunfärbung; die Membranen bleichen, sind nunmehr in Schwefelsäure verquellbar und löslich und geben mit Chlorzinkjod reine Cellulosereaktion, mit Sudan aber, wie ich sah, keine Färbung.

Aus diesen Reaktionen läßt sich kein Schluß auf die Natur dieser braunen Stoffe, mit denen die Membranen imprägniert sind, ziehen. Es ist ein speziell für die Zellmembranen der Farne typischer

Stoff, ähnlich wie es das Sphagnol nach Czapek (1899, S. 362) für die Membranen der Mooszellen ist. Daß es derselbe Stoff sei, soll selbstverständlich damit nicht gesagt sein. Mit Eisenchlorid tritt übrigens auch bei den Farnen wie bei den Moosen eine Schwärzung der Membranen ein. Wie die braunen Stoffe der Membranen der Epiblemzellen verhalten sich alle Stoffe, welche die übrigen Zellmembranen der Farne braun färben, und brauche ich bei Besprechung dieser nur auf das hier Gesagte hinzuweisen.

Die Membranstruktur und das Fehlen einer Kutikula wird verständlich werden, wenn ich die „endogene" Entwicklung der Epiblemzellen beschreibe. Sie läßt sich auf Querschnitten verfolgen, die durch den Vegetationspunkt der Wurzeln geführt wurden und uns gestatten, die Verschleimung der Zellen der Wurzelhaube, sowie die embryonale Anlage der verschiedenen Gewebeschichten zu verfolgen. Taf. I, Fig. 7 stellt einen solchen Querschnitt für Onoclea sensibilis dar. Wir sehen noch 4 Zellschichten der Wurzelhaube (w), von denen die äußerste zu verschleimen beginnt. Die Verschleimung der Zellen der Wurzelhaube erstreckt sich von der äußersten Schicht weiter auf die übrigen Zellschichten der Haube, bis schließlich die der innersten Schicht der Haube und dem Epiblem gemeinsame Membran verschleimt, und das Epiblem frei nach außen das Gewebe der Wurzel abschließt (Taf. I, Fig. 6 ep). Die Epiblemzellen sind in diesen Stadien noch ziemlich gleichmäßig gestaltet und wie alle Zellen mit großem Zellkern und reichlichem Protoplasma versehen. Sie sind im Meristemzustande farblos. Die Braunfärbung greift von den kollabierenden Zellen der Wurzelhaube auf die Epiblemzellen über, deren Außenwand sich zunächst bräunt. Schleimreste von den Wurzelhaubenzellen liegen dem Epiblem noch auf. Von den gebräunten Epiblemzellen aus schreitet die Braunfärbung auf die Zellen der Rinde fort. Bei dem sonst sich ganz verschiedenartig verhaltenden Epiblem von Ophioglossum vulgatum habe ich in gleicher Weise die Entwicklung der Epiblemzellen an der Hand von successiven Querschnitten untersucht, und liegen hier die gleichen Verhältnisse vor. Die Figuren Taf. I, Fig. 10, 15 erläutern den hier geschilderten Vorgang besonders gut. Es leuchtet ein, daß nach dieser Entwicklungsgeschichte der Außenwände der Epiblemzellen eine Kutikula an Stelle der Schleimschicht neu entstehen müßte, wenn sie ausgebildet werden sollte, und daß man wohl auf allen Wurzeln im Jugendzustand Reste von Schleim finden wird.

Das Farnepiblem der leptosporangiaten Farne führt durchweg Wurzelhaare, nur bei Gleichenia flabellata konnte ich keine Wurzelhaare entdecken.[1] Die Wurzelhaare besitzen eine einfache, dünnwandige, braune Zellmembran, die nur an der Spitze des Haares farblos ist und dort aus reiner Cellulose besteht (siehe auch Sadebeck in Engler-Prantl 1902, S. 63). Poirault (1893, S. 118) schreibt, daß die Membran der Wurzelhaare aus 2 Schichten zusammengesetzt sei, einer inneren Celluloseschicht (mit Chlorzinkjod blau) und einer äußeren, die den Charakter der „membranes gélifiées" repräsentiert und sich mit Chlorzinkjod gelb färbt. Diese Schicht solle der epidermalen Kutikula der höheren Pflanzen entsprechen. Nach Schwarz sollen die den in Luft befindlichen Stämmen entspringenden Wurzeln mit einer Kutikula bedeckt sein, während die im Boden entwickelten Wurzeln diese Schicht durch die schleimige (muqueuse) Schicht ersetzen. Schwarz (1881—1885) hat aber seine Untersuchung über „die Wurzelhaare der Pflanzen" nie auf die Wurzeln der Pteridophyten erstreckt. Eine Schichtung der Membran der Wurzelhaare habe ich bei keiner der von mir untersuchten Formen beobachten können, überall erwies sich die Membran bis auf die Schleimreste als optisch und stofflich einheitlich gebaut.

Nach Poirault (1893, S. 116) soll das Haar am häufigsten aus dem unteren Drittel einer Epiblemzelle entstehen. Dies stimmt durchaus nicht in allen Fällen, denn gerade so häufig konnte ich beobachten, daß die Mitte der Außenwand zum Haar auswuchs. Derselbe Forscher erwähnt in der gleichen Arbeit S. 116, daß das Epiblem bestimmter dicker, den kriechenden Rhizomen von Oleandra nodosa, — Wallichii und — Cumingii entspringender Wurzeln Wurzelhaare hervorbringe, die mit einer Scheidewand versehen, verholzt sind und Chlorophyll enthalten. Bei unterirdischen Wurzeln ist die gewöhnliche Struktur der Wurzelhaare vorhanden. Einer Prüfung dieser Frage konnte ich nicht näher treten, da mir nur unzulängliches Herbarmaterial von Oleandra zur Verfügung stand. Daß auch anderswo eine Abgrenzung des Haares durch eine Querwand auftreten kann, wird von Schwarz (1881—1885, S. 172[2]) für

[1] Es stand mir hier auch nur spärlich Material zur Verfügung, zwei zwar vollkommen unversehrte Wurzeln.

[2] Dies ist die einzige Stelle in der Arbeit, wo der Farne Erwähnung getan wird.

die Haare unterirdischer Stengel der Hymenophyllaceen, sowie für die Rhizoide der Farnprothallien angegeben. Meine eigenen Untersuchungen an Trichomanes radicans und T. parvulum bestätigen die Wahrnehmung von Schwarz. Außerdem konnte ich auch an den Wurzeln dieser beiden Farne häufig durch eine Querwand abgekammerte Wurzelhaare beobachten. Die Querwände treten nie an bestimmten Stellen des Haares auf, bald teilen sie das Haar in der Mitte, bald an seiner Basis. Verzweigte Formen von Wurzelhaaren sind bei Trichomanes radicans und T. parvulum häufig. Gegabelte Wurzelhaare fanden sich vereinzelt bei Asplenium alatum.

Die Häufigkeit der Wurzelhaare, sowie die Länge der einzelnen Haare variiert in mannigfachster Weise bei den verschiedenen Formen. Besonders reich mit Wurzelhaaren ausgestattet, so daß fast jede Zelle deren eins trägt, sind Goniophlebium glaucophyllum, Neottopteris australasiaca, Platycerium Stammaria und Selliguea Féei. Reichlich Wurzelhaare haben ferner Acrostichum axillare, Athyrium Filix femina, Microlepia hirta, Todea barbara etc. Auffallend spärlich sind sie bei Balantium antarcticum, Dennstaedtia davallioides und Lygodium japonicum. Die Länge der Haare ist relativ groß. Das mehr oder minder starke Auftreten von Wurzelhaaren kann jedoch niemals ein Charakteristikum für die betreffende Pflanze abgeben, denn die Ausbildung von Wurzelhaaren hängt auch von der Natur des Standortes, z. B. seinem Wasserreichtum, ab. Nach Went (1895, S. 10) regen erhöhte Feuchtigkeit der Luft, wie auch anhaltende Dunkelheit die Haarbildung bei Luftwurzeln der Angiospermen an. Die Entwicklung der Wurzelhaare wird jedoch nicht begünstigt, wenn man die Wurzeln in Wasser wachsen läßt. Ich habe auch hierauf geachtet und entsprechende Versuche angestellt. Bei Ceratopteris thalictroides, einer Form, die in Schlamm, also sehr feucht wächst, war die Ausbildung von Haaren an Wurzeln desselben Stockes verschieden. Die einen hatten reichlich Wurzelhaare, die andern waren vollkommen unbehaart. Bei Nephrolepis tuberosa zeigte sich bei in Erde (feucht) gewachsenen Wurzeln reichliche Haarbildung. Es traten lange Wurzelhaare schon im Abstand 1,5 mm beginnend auf. Ebenso ergaben Wurzeln, die Ausläufern entsprungen waren und anfangs in Luft, später auf feuchtem Kies fortwuchsen, reichliche Bildung von Haaren, ebenfalls schon im Abstand 1,5 mm bis 2 mm von der Wurzelspitze. Bei Wurzeln einer in Wasserkultur gezogenen Pflanze unterblieb jedoch die Haarbildung oder war wenigstens sehr spärlich. Es bestätigte sich also hier für die Farne die Wahrnehmung von Went. Auch Schwarz (1881—1885, S. 149) weist auf die gänzliche Unterdrückung der Wurzelhaarbildung bei den Phanerogamen durch zu große Feuchtigkeit hin. Ich stellte sodann folgende Versuche an: Ich führte 3 Ausläufer von Nephrolepis tuberosa, die gewöhnlich frei in die Luft hineinwuchsen, in ein Gefäß ein, das einige Zentimeter hoch mit Wasser gefüllt war. Die Öffnung des Gefäßes wurde mit Glasplatten zugedeckt. Im Gefäß befand sich somit immer eine gesättigte, feuchte Atmosphäre. Den Ausläufern entsprangen kleine Wurzeln, die frei in die feuchte Luft hineinwuchsen. Zwei der Ausläufer wuchsen bis ins Wasser hinein, und war an den Wurzeln, welche diesen entsprangen, nur ganz spärlich Haarbildung zu bemerken. Die Wurzeln des frei in der Luft fortwachsenden Ausläufers waren schon nach 3 Wochen dicht mit äußerst langen Wurzelhaaren besetzt. Dasselbe Resultat ließ sich erzielen bei einem Ausläufer der gleichen Pflanze, den ich auf dieselbe Weise in feuchter Atmosphäre wachsen ließ, wobei ich noch das Glasgefäß verdunkelte. Die Versuche wurden im Hochsommer des Jahres 1903 angestellt.

Schon relativ früh beginnt das Epiblem zu kollabieren. Den Abschluß der Wurzel nach außen bilden im Alter die angrenzenden Rindenzellen, sofern diese mehr oder weniger verdickt und gebräunt sind, oder die stark sklerenchymatisch verdickte innere Rindenzone, wie sie bei einer großen Zahl von Polypodiaceen (s. Kap. V) ausgebildet ist. Zeitlich scheint das Absterben des Epiblems mit der sich vollkommen rings vollziehenden Verkorkung der Endodermis, d. h. dem Schluß der Endodermis zusammenzufallen. Ich habe bei Erledigung letzterer Frage stets auch auf das Absterben des Epiblems geachtet und dies angegeben, soweit es erkenntlich war. Die genaue Region des Absterbens des Epiblems ist nicht leicht anzugeben. Da, wo ich Alkoholmaterial verwandte, konnte ich nur aus dem Verfallzustand des Epiblems auf das Funktionsloswerden dieser Zellschicht schließen. Ich habe durch plasmolytische Versuche an lebendem Material diese Frage vergebens besser zu entscheiden versucht. Für eine 8,7 cm lange Wurzel von Microlepia hirta stellen sich die erwähnten Wechselbeziehungen zwischen Epiblem und Endo-

dermis folgendermaßen: In 3 mm Spitzenabstand[1] sind die ersten Wurzelhaare bemerkbar. Sie treten anfangs spärlich auf und erreichen ihre größte Länge und Häufigkeit bei 3 cm Abstand. Die Wurzel ist bis zur Basis mit Haaren besetzt. Die Endodermis befindet sich bei 3 mm Spitzenabstand noch im Embryonalzustand, bei 3 cm Abstand im Intermediärzustand, und bei 4 cm Abstand von der Spitze tritt Schluß der Endodermis ein. In dieser Region ist das Einschrumpfen der Wurzelhaare wahrzunehmen.

Eine besondere Besprechung verdient noch die Wurzelhaut von Athyrium Filix femina. Sie wird durch ein einschichtiges Epiblem dargestellt, das wie das der andern Farnwurzeln dünnwandig und von Natur aus dunkelbraun gefärbt ist. Es unterscheidet sich von dem typischen Farnepiblem jedoch dadurch, daß es einen intensiv braun gefärbten Inhaltsstoff birgt. Diesen selben Inhaltsstoff treffen wir in einer Schicht hypodermatischer Rindenzellen in der Wurzel von Onoclea sensibilis wieder, und trifft das, was über die Natur dieses Inhaltes dort gesagt wird, auch für das Epiblem von Athyrium zu. Zur Untersuchung wurde auch frisches Material benutzt, so daß man nicht zu dem Schluß kommen darf, es handele sich um eine durch die Einwirkung des Alkohols auf das Alkoholmaterial hervorgerufene Erscheinung. Schneidet man eine Wurzel von Athyrium Filix femina in der Region des noch tätigen Epiblems quer, so findet man sämtliche Epiblemzellen mit einem dunkelbraunen homogenen Inhalt vollgepfropft (Taf. I, Fig. 8 ep). Die an das Epiblem zunächst angrenzenden Rindenzellen bräunen ihre Membranen von der Mittellamelle aus. Ein bis zwei hypodermale Schichten der peripheren Rinde zeigen einen gleichen Inhalt, über den ich bei den Hypodermen näher sprechen will. Von der Fläche betrachtet sind die Epiblemzellen ziemlich groß; Kurz- und Langzellen sind nicht unterscheidbar. Die Zellen sind langgestreckt und tragen reichlich lange, braune Wurzelhaare.

Von Reagentien wurde zuerst Eau de Javelle auf den braunen Inhalt der Epiblemzellen einwirken lassen, das ihn entfernte. Mit Chlorzinkjod gibt ihre Membran nur schwache Cellulosereaktion (Taf. I, Fig. 9), während die Membran der anstoßenden Rindenzellen stark quillt und sich bis auf die Mittellamelle stark violett färbt. Methylenblauglycerin in schwacher Lösung färbt den Inhalt der Epiblemzellen grünblau. In stärkerer Lösung werden die Zellen so intensiv gefärbt, daß sie geradezu eine schwarze Farbe annehmen. Safranin färbt den Inhalt der Epiblemzellen intensiv feuerrot; die gleiche Wirkung läßt sich mit Neutralrot erzielen. Ebenso ergeben sich intensive Färbungen mit Anilinblau, Naphtylenblau und Fuchsin-Jodgrün. Bleiessig, Ferrichlorid, Ferrosulfat und Kaliumbichromat (10 % Lösung) verändern die Inhaltsstoffe der Zellen nicht. In Chromsäure und Schwefelsäure verändern sich die braunen Inhaltsstoffe nicht. Auch Kalilauge (in erhitztem Zustand) bringt keine Veränderung hervor, ebensowenig Chloralhydrat.

Wenn im Alter das Epiblem kollabiert, so haben die anschließenden Rindenzellschichten ihre Membran ziemlich stark verdickt und bilden den Abschluß der Wurzel nach außen.

Anscheinend verhält sich das Epiblem von Onoclea sensibilis, unter dem auch eine Hypodermis mit ähnlichen, braunen Inhaltsstoffen vorkommt, ebenso wie das Epiblem von Athyrium Filix femina. Das Epiblem war bei dem vorhandenen Material, welches im Winter dem Boden entnommen worden war, nur in kollabiertem Zustand anzutreffen.[2] In 5 mm Abstand war das Epiblem schon kollabiert und in $^1/_2$ mm Spitzenabstand gerade von der letzten Schicht der Wurzelhaube befreit. So ist also nur auf ganz kurze Strecke intaktes Epiblem erhalten. Das Lumen der kollabierten Zellen ist mit dem braunen Stoff angefüllt, der sich mit Methylenblauglycerin blaugrün färbt. Da sich wieder andere Epiblemzellen ohne Inhaltsstoffe zeigen, so ist mit Sicherheit nicht zu sagen, ob wir hier die gleiche Bildung wie bei Athyrium vor uns haben.

Wir haben es also hier mit einem braunen Stoff von eigenartigen Reaktionen zu tun, aus denen man vorläufig noch nichts über seine Natur schließen kann; auch über seine Funktion können wir nichts aussagen.

---

[1] Als „Spitzenabstand“ bezeichne ich mit Kroemer (S. 24) stets die Entfernung von der Wurzelspitze.

[2] Für die hier besprochenen Wurzeln ist in dem Kapitel über „Schluß der Endodermis“ die Länge der verschiedenen Entwicklungszonen der Endodermis angegeben. Für Wurzeln, die während der Vegetationsperiode dem Boden entnommen werden, wird das Absterben der Wurzelhaare und des Epiblems, sowie der Schluß der Endodermis nicht so frühzeitig erfolgen.

Den zweiten Typus von Epiblemen finden wir, wie schon erwähnt, nur bei den eusporangiaten Filicinen vor, die in die zwei Familien, Marattiaceae und Ophioglossaceae, zerfallen. Wir haben es hier mit einem von Natur aus farblosen, gewöhnlich großzelligen Epiblem zu tun, dessen Wände bis auf die geschichtete, dicke, von Natur aus gelbe und außen verschleimende Außenwand reine Cellulosereaktion geben. Nur einige Vertreter bringen Wurzelhaare hervor. Eine Kutikula, wie sie die oberirdischen Organe überzieht, finden wir nirgends. Das Rindenparenchym ist ein lockeres, weitlumiges, parenchymatisches Gewebe, dessen Zellen farblos sind und direkt reine Cellulosereaktion ergeben. Als Material aus der Ordnung der eusporangiaten Filicinen stand mir zur Verfügung: Fam. Ophioglossaceae: Ophioglossum pedunculosum, — vulgatum, Botrychium Lunaria, — ternatum; Fam. Marattiaceae: Marattia alata, Angiopteris evecta. Da kleine Verschiedenheiten zwischen den Epiblemen dieser verschiedenen Formen bestehen, so wollen wir es der Reihe nach bei ihnen besprechen.

Die Oberfläche der Wurzeln von Ophioglossum vulgatum hat ein glattes, lederartiges Aussehen. Wurzelhaare kommen bei keiner Spezies von Ophioglossum vor. Die Entwicklungsgeschichte des Epiblems läßt sich auch hier an Querschnitten durch die Spitze der Wurzel verfolgen. Man erhält die gleichen Bilder, wie ich sie für Onoclea beschrieben habe. Die Radialwände der Epiblemzellen sind wellenförmig gebogen (Taf. I, Fig. 10, 15). Die Zellen der Wurzelhaube, die meist ein rundes bis ovales Lumen haben, lassen Intercellularen zwischen sich. Sehr schöne Bilder lassen sich erzielen, wenn man Querschnitte durch die bezeichnete Region mit Methylenblauglycerin färbt. Es läßt sich so der Übergang der Cellulose in Schleim durch die charakteristischen Färbungen gut verfolgen. Ebenso lassen Färbungen mit Rutheniumrot in deutlicher Weise die noch festen Cellulosebestandteile und eine Schichtung in den verschleimten Membranen erkennen (Taf. I, Fig. 15). Auch Längsschnitte zeigten mir die Verschleimung und Ablösung der Wurzelhaubenzellen von dem Epiblem, das in dieser Region aber noch kurzzellig ist. Im entwickelten Zustand sehen die Epiblemzellen von Ophioglossum vulgatum dann folgendermaßen aus. Sie sind im lebenden Zustand farblos und von relativ großem Lumen wie die Zellen der Rinde. Die Radialwände, wie die inneren Tangentialwände der Epiblemzellen sind dünn, die Außenwand dagegen ist relativ dick, nach außen vorgewölbt. Ihre periphere Partie ist dunkelgelb gefärbt. Die Gelbfärbung ragt auch in die Zwickel der Mittellamelle hinein. Der gelbe Stoff wird nach seinen Reaktionen wohl von ähnlicher Natur sein wie der braune Farbstoff, mit dem das Epiblem und die Zellen der Rinde der leptosporangiaten Filicinen in so auffallender Weise imprägniert sind. Bei Engler-Prantl (S. 454) werden auch die „starken Celluloseverdickungen an der Außenwand" der Ophioglossaceen-Wurzel erwähnt. Diese sollen bei Ophioglossum palmatum fast das ganze Zelllumen ausfüllen. Poirault (1893, S. 124) führt ferner an, daß diese „sclérose" sich zuweilen auf die Seitenwände, in Gestalt einer wulstartigen Verdickung erstreckt. Außerdem sollen nicht selten warzenartige Erweiterungen in das Innere der Zelle hineinragen. Allseitige Verdickungen der ganzen Wandung kommen nach ihm Ophioglossum Bergianum und — ellipticum zu. Hier sind auch die Zellen des Epiblems (assise pilifère) sehr klein gegenüber den Rindenzellen, während bei den andern Arten, wie dies auch bei dem hier zu betrachtenden Ophioglossum vulgatum der Fall ist, das Epiblem aus großen Zellen gebildet ist.

Die Epiblemzellen von Ophioglossum vulgatum haben einen radialen Durchmesser von 20—25 μ, einen tangentialen von 25—40 μ. Von der Fläche betrachtet sind Kurz- und Langzellen nicht zu unterscheiden. Die Zellen sind etwas in die Länge gestreckt, vierseitig und 80— 160 μ lang. Sie besitzen im Jugendzustand einen relativ großen, deutlich sichtbaren Zellkern. Die Querwände der Aufzellen sind teils mit vielen kleinen runden, teils mit schmalen, länglichen Tüpfeln versehen. Die Dicke der Außenwand schwankt zwischen 3,5 und 6,5 μ.

Mit Chlorzinkjod geben die Aufzellen die violett-blaue Cellulosereaktion. Die äußere Partie der Außenwand färbt sich in Gestalt einer lamellenartigen Schicht gelbbraun, die die gesamte Außenwand überzieht, so daß wir meinen könnten, es läge eine Kutikula vor. Die Zwickel der Mittellamelle bleiben gelb gefärbt. Schleimige von Natur aus gelbe Massen liegen der gelbbraun gefärbten Lamelle auf (Taf. I, Fig. 11, 12). Eau de Javelle bleicht die peripheren Wandpartien der Außenwand, löst sie aber nicht weg. Nach Einwirkung von Eau de Javelle, 3 Minuten lang, und

dann erfolgender Färbung mit Chlorzinkjod zeigen sich die Cellulose- wie die periphere Partie stark gequollen. Die Braunfärbung der Lamelle ist in eine Gelbfärbung übergegangen, ebeno sind die Zwickel noch gelb gefärbt. Die gelbe äußere Schicht läuft in die deutlich sichtbare, dunkler violett gefärbte Mittellamelle aus. Eine nach dem Zellinnern zu, der Außenwand aufgelagerte sekundäre Celluloselamelle, läßt sich erkennen. Sie hebt sich durch eine hellere Kontur von der primären, dickeren Membran ab, ist in Bezug auf diese dünn und setzt sich in den Radialwänden fort. Schon nach 10 Minuten langer Behandlung mit Eau de Javelle werden die peripheren Schichten ihrer gelben Farbe beraubt (Taf. I, Fig 13). Die äußere Partie ergibt nun auch Cellulosereaktion und setzt sich in die gleichfalls nur schwach gefärbte Mittellamelle fort. Ebenso zeigen sich die Zwickel fast farblos nach Färbung mit Chlorzinkjod. Kleine gelbliche Partikelchen liegen der Außenwand noch auf, die entweder durch die Javelle'sche Lauge den peripheren Wandpartien ausgelaugt sind, oder Reste der erwähnten schleimigen Massen sind. Die Reincellulosepartie der äußern Wand scheint auch sonst geschichtet zu sein. Phloroglucin mit Salzsäure bringt keine Differenzierung an der Außenwand hervor, ebensowenig Anilinhydrochlorat; nur die innere sekundäre Celluloselamelle hebt sich deutlich hierbei ab. Mit Sudanglycerin, in kaltem wie erhitztem Zustand, läßt sich keine Färbung an der Außenwand erzielen. Kalilauge, auch erhitzte, verändert die Aufzellenwände nicht. Conc. Schwefelsäure greift die von Natur aus gelbe periphere Wandpartie auch bei längerer Einwirkung nicht an. Ebenso leisten die Zwickel in der äußeren Rinde, die gleichfalls mit gelber Farbe hervortreten, langen Widerstand. Nach Eau de Javelle-Behandlung löst jedoch Schwefelsäure die ganze Außenwand ohne Rückstand. Chromsäure greift zuerst die dicke Celluloseschicht der Außenwand an und löst sie schnell. Resistent bleiben danach die primäre Lamelle des Epiblems, und es zeigt sich hierbei deutlich, daß die primäre Mittellamelle der Radialwand sich in die periphere fortsetzt. Ebenso bleiben die primären Lamellen der Rindenzellen ziemlich lang erhalten, bis sich plötzlich schnell die ganzen Cellulosemassen lösen, darunter auch die periphere Lamelle. Essigsäure, Salpetersäure und Salzsäure verändern die Außenwand des Epiblems nicht. Färbungen mit Anilinblau ergeben folgendes Bild. Die dunkelbraunen, die peripheren Teile der Außenwand einnehmenden Massen, die vor den Radialwänden am dichtesten liegen, behalten ihre natürliche Farbe. Nur solche Substanzen, jedenfalls schleimartiger Natur, die diesen noch aufliegen, werden gebläut. Die Cellulosemembranen haben sich blau gefärbt. Die sekundär aufgelagerte Lamelle (nach dem Innern zu) ist zu erkennen. Nach 5 Minuten langer Behandlung mit Eau de Javelle hat sich die periphere Lamelle gebleicht, und die Färbung mit Anilinblau ergab violette Tinktion schleimiger aus der Lamelle ausgelaugter Massen, die der Außenwand aufliegen. Rutheniumrot, in Wasser gelöst, färbt die Cellulosemembran des Epiblems intensiv karmin (Taf. I, Fig. 15). Mit scharfer Kontur hebt sich die Außenwand von den darauf liegenden Schleimmassen ab, die hier nicht gefärbt werden. Die gelbe, periphere Partie ist mitgefärbt, und läßt sich auf diese Weise ihre Abgrenzung gegen den eigentlichen Schleim gut sichtbar machen. Die Mittellamelle ist etwas stärker tingiert. Methylenblauglycerin (Methylenblau 0,2 gr, Alkohol 10 ccm, Glycerin 40 ccm), welches Schleim intensiv färbt, färbt die auf der Außenwand liegenden Massen blau mit grünlichem Ton (Taf. I, Fig. 14, 20). Wir haben es also mit Schleimmassen zu tun, die von Natur aus gelb sind. Während man im ungefärbten Zustand nicht unterscheiden kann, welche Partie der Mittellamelle und welche noch der Schleimschicht angehört, ist es hier klar ersichtlich, da die Außenwand durch eine scharfe Linie abgegrenzt wird. Die cellulosehaltige Außenwand tingiert sich zunächst schwach blau; bald färben sich jedoch sämtliche Cellulosemembranen intensiv blau. Die Außenwand erweist sich als optisch nicht einheitlich, sondern in Lamellen von verschiedenem Lichtbrechungsvermögen differenziert. Nach diesen Reaktionen fehlt also der Wurzelhaut eine Kutikula.

Zum Vergleich wurden auch Schnitte durch die oberirdische Achse von Ophioglossum vulgatum hergestellt. Es ergaben sich bei oberflächlicher Betrachtung fast ganz analoge Bilder wie bei der Wurzel. Eine sich mit Chlorzinkjod gelb färbende Lamelle, die sich wieder als die Fortsetzung der primären Mittellamelle erweist, überzieht die Epidermiszellen. Jedoch zeigt sich bei Färbung mit Sudanglycerin, sowie mit Dimethylparaphenylendiamin + α-Naphtol-Lösung (Färbung, s. Kap. IV, 2) und Be-

trachtung mit Öl-Immersion eine ganz dünne, rot bezw. blau gefärbte Lamelle, die auch nach $1^1/_2$stündiger Behandlung mit Eau de Javelle noch die gelbe Chlorzinkjodfärbung annimmt. Sie hebt sich bei letzterem Verfahren, wellenartig gefaltet, von den Epidermiszellen ab. Es ist dies also eine typische Kutikula.

Nach diesen Resultaten ist die Außenwand des Epiblems von Ophioglossum vulgatum folgendermaßen aufgebaut. Die relativ dicke und geschichtete Außenwand der lebenden Zelle besteht ihrer Hauptmasse nach aus Cellulose. Ihre periphere Partie, die die ursprüngliche Primärlamelle repräsentiert, und sich auch in den Radialwänden in die primäre Mittellamelle fortsetzt, ist mit einem gelben Stoff infiltriert. Ebenso sind die Zwickel der Mittellamelle mit diesem gelben Stoff infiltriert. Nach außen zu verschleimt die Außenwand, und Schleimmassen liegen ihr auf. Mit zunehmendem Alter nehmen die ursprünglich durch Verschleimung der Mittellamelle entstandenen, schleimigen Substanzen anscheinend auf der Wurzelhaut zu, jedoch konnte ich nicht entscheiden, in welcher Weise die Vermehrung zustande kam.

Ein Kollabieren des Epiblems findet bei den Wurzeln von Ophioglossum nicht statt. Diese erreichen auch selten eine beträchtliche Länge, und scheint das Epiblem bis zu ihrer Basis der Aufnahme von Wasser und Nährsalzen zu dienen.

Das Epiblem der Wurzeln von Botrychium Lunaria ist dem eben beschriebenen Epiblem von Ophioglossum vulgatum fast gleich gestaltet (Taf. I, Fig. 19). Die Größe wie die Struktur der Zellen ist die gleiche. Es kommen auch hier niemals Wurzelhaare vor, auch ist keine Kutikula anzutreffen. Die Außenwand der Epiblemzellen wird jedoch im Alter beträchtlich dicker wie die von Ophioglossum; ihre Dicke beträgt 6—10 μ. Gegenüber den bei der vorigen Pflanze angewandten Reagentien verhält sich die Außenwand gleich. Mit zunehmendem Alter schreitet die Infiltration der Außenwand der Epiblemzellen mit den gelben Stoffen in diese weiter fort als bei Ophioglossum. Es zeigen sich zwei scharf begrenzte Partien der Außenwand. Die äußere zeigt parallel laufende, senkrecht zur Oberfläche stehende dunklere Streifen (Taf. I, Fig. 16). Die innere Partie, von fast gleicher Dicke, ist nach außen stark gelb gefärbt, nach dem Zelllumen zu farblos. Mächtige Schleimmassen liegen im Alter den Epiblemzellen auf. Bei Chlorzinkjodfärbung kann man an der Außenwand gleichfalls zwei Lagen unterscheiden, eine äußere, breite, gelbgefärbte und eine innere schmale, violettgefärbte (Taf. I, Fig. 17). Erstere Schicht zeigt wieder die senkrecht zur Oberfläche verlaufenden dunkeln Strichelungen; ihre äußerste Partie ergibt noch reine Cellulosereaktion. Die äußeren Zwickel der Mittellamelle sind stark gebräunt, die Schleimmassen sind gelb gefärbt. Eau de Javelle (30 Minuten lang) entfernt wieder sämtliche gelben Stoffe; nur noch schwach gelbe, schleimartige Reste bleiben in geringer Menge auf der Außenwand zurück. Chlorzinkjod zeigt jetzt die Mittellamelle wie die Zwickel, sowie die vorher mit den gelben Stoffen infiltrierten Schichten der Membran mit schwach violetter Cellulosereaktion (Taf. I, Fig. 18). Gerade die äußerste Partie zeigt aber auch hier wieder intensiv violette Farbe. Nach dem Zellinnern zu sind sekundär aufgelagert 3—4 Celluloseschichten, die sich jetzt gut abheben.

Von einem auch in die Familie der Ophioglossaceen gehörigen Farn, Helminthostachys zeylanica, wird in der Literatur erwähnt, daß er ebenfalls nie Wurzelhaare führe. Farmer und Freemann (1899, S. 422) haben nur in einigen Fällen schwache Ausstülpungen der oberflächlichen Zellen nachweisen können.

Wurzelhaare treten erst wieder in der Familie der Marattiaceen auf. Sie sind bei der nun zu betrachtenden Marattia alata noch spärlich, kurz, dickwandig und gelbbraun gefärbt. Die Epiblemzellen sind relativ groß (Taf. I, Fig. 21). Mittellamelle und Zwickel sind dunkelbraun gefärbt, im Gegensatz zu den vorher besprochenen, wo diese gelb waren. Die 2—3 μ dicke Außenwand besteht aus einer äußeren dunkelbraunen Lamelle, die die ganze Wurzelhaut überzieht und sich als Fortsetzung der braunen Mittellamelle erweist. Schleimmassen liegen der Außenwand ebenfalls auf. Der innere Teil der Außenwand ist von hellbrauner Farbe und geschichtet. Kutikula kommt nicht vor. Kühn (1889, S. 471) führt bei den Marattiaceen, speziell für Wurzeln von Kaulfussia aesculifolia „eine zweischichtige Epidermis an,

deren äußerste Wand stark verdickt ist und deren innere Zellreihe Gerbstoffzellen führt.“ Diese sollen sich nach Harting mit schwefelsaurem Eisenoxydul schwarz färben. Kühn konnte die Frage an Kaulfussia, da er nur Alkoholmaterial hatte, nicht weiter prüfen. An frischem Material von Marattia alata konnte er mit obigem Reagens „nur eine mehr oder weniger dunkelblaue Färbung“ erhalten. Bei dem mir zugänglichen Material von Marattia habe ich nie derartiges wahrnehmen können. Es befinden sich bisweilen unter dem Epiblem Zellkomplexe, deren Membranen ebenso wie die Aufzellenwände gebräunt sind, vermutlich jedoch nur auf Wundbildungen beruhen. Die Reaktionen auf die Membranstruktur der Epiblemzelle von Marattia sind die gleichen wie bei Ophioglossum und Botrychium.

Eine geringe Abweichung vom Typus Ophioglossum zeigt das Epiblem der Wurzeln von Angiopteris evecta. Die stets farblos bleibenden Epiblemzellen sind von relativ kleinem Querschnitt, aber ziemlich in die Länge gestreckt und tragen lange Wurzelhaare (Taf. I, Fig. 22). Die Haarbildung ist nicht besonders reichlich. Häufig wachsen gerade nebeneinander liegende Zellen zu Haaren aus. Die Dicke der Außenwand der Aufzellen beträgt 3 μ. Mit Chlorzinkjod nehmen die Epiblemzellwände in ihrer ganzen Masse Cellulosereaktion an (Taf. I, Fig. 22); ebenso färben sich die Membranen der Wurzelhaare violett. Auch hier sind dem Epiblem Schleimmassen aufgelagert, die sich mit Methylenblauglycerin in der bekannten Weise färben. Nach Behandlung mit Eau de Javelle und dann vorgenommener Färbung mit Chlorzinkjod zeigen sich Mittellamelle und ihre Zwickel fast ungefärbt. In der Außenwand lassen sich jetzt 2 Schichten erkennen. Die innerste Schicht ist weniger dick als die äußere und nicht so intensiv violett gefärbt als diese. Die Querwände der Epiblemzellen sind von schmalen, länglichen Tüpfeln durchbrochen.

Die Wurzeln der eusporangiaten Filicinen beherbergen durchweg einen endophytisch lebenden Pilz, der nach Bruchmann eine Art von Pythium ist. Dieser Pilz erfüllt, zu dichten Knäueln zusammengeballt, die mittleren Zellen der parenchymatischen Rinde. Ich fand ihn stets bei den von mir untersuchten eusporangiaten Filicinen. Janse (1897, S. 66) erwähnt zwar, daß Marattia davon frei sei; ich konnte jedoch in 2—3 mittleren Lagen der Rinde reichlich endophytisches Pilzmycel beobachten. Kühn (1889, S. 491) beschreibt eingehender die Pilzinfektion der Wurzeln dieser Farne, und erwähnt dabei auch Marattia. Bei den leptosporangiaten Filicinen konnte ich nie Pilze beobachten. Solche werden von Janse nur bei Cyathea und Ophioderma pendulum angegeben, was ich nicht prüfen konnte, da ich betreffendes Material nicht zur Verfügung hatte. Der braune Farbstoff der leptosporangiaten Filicinen wird wohl den Pilzen das Eindringen erschweren. Ob diese Pilze bei den eusporangiaten Filicinen die Wurzelhaare ersetzen, oder nur deshalb eindringen, weil diese Formen an feuchtem Standort stehen und der braunen schützenden Stoffe entbehren, will ich nicht diskutieren.

Im Vergleich zu dem Epiblem der Phanerogamen ist das Epiblem der Filicinen einheitlicher gebaut. Auf Grund der stofflichen Zusammensetzung der Zellwände können wir, wie wir sahen, nur von 2 Typen von Epiblem sprechen, denen bei den Phanerogamen nach Kroemer (S. 14 u. folg.) nicht weniger als 12 gegenüberstehen. Auch bei den Farnwurzeln ist nirgends eine Kutikula vorhanden.

III. Hypodermen und hypodermatische Rindenschichten.

Wie schon einleitend erwähnt, können wir bei den Farnen von typisch ausgebildeten Hypodermen kaum sprechen. Die für die Monokotylen typischen Interkuten, wie sie Kroemer (S. 37 u. folg.) beschreibt, fehlten hier vollkommen. Auch zur Ausbildung einer kollenchymatischen Hypodermis kommt es nicht. Nur 2 hypodermatische Schichten können wir wohl mit der Bezeichnung Hypodermis belegen. Es ist dies zunächst eine eigenartig gebaute Zellschicht bei Onoclea sensibilis, die direkt unter dem Epiblem liegt, und eine Schicht u-förmig verdickter Zellen bei Cystopteris fragilis. Außerdem kommen noch hypodermale Schichten vor, die durch Verdickung und Braunfärbung peripherer Lagen der Rinde ent-

standen sind. Wir können annehmen, daß sie einen mechanischen Charakter besitzen, da wir über die Wirkung des braunen Farbstoffes nichts wissen. Andere als diese Arten von Hypodermen und hypodermatischen Schichten kommen bei den leptosporangiaten Farnen nicht vor. Die Mehrzahl derselben entbehrt ihrer; der äußere Teil der Rinde besteht dann aus großlumigen, dünnwandigen, dunkelbraun gefärbten Zellschichten, und die innere Region wird in verschiedenster Weise zu einer die Endodermis umkleidenden sklerenchymatischen Verdickungszone ausgebildet. Bei den ungefärbten Rindenschichten der Ophioglossaceen und Marattiaceen kommen Hypodermen auch nicht vor. Die äußeren Partien der Rinde sind von den inneren nur dadurch verschieden, daß sie keine Intercellularen aufweisen.

Bei Onoclea sensibilis zeigen uns Querschnitte, die wir in einigem Abstand von der Wurzelspitze anfertigen, daß das Epiblem schon früh kollabiert ist (näheres darüber s. S. 11). Die nächst angrenzende Rindenschicht ist zu einer distinkten Scheide ausgebildet (Taf. I, Fig, 24 h). Ihre Zellen sind von ziemlich gleich großer Gestalt und auf dem Querschnitt in tangentialer Richtung gedehnt. Die Membranen sind von Natur aus braun gefärbt. Ihr Zelllumen ist von einem braunen homogenen Stoff vollkommen erfüllt, wie wir dies schon bei den Epiblemzellen von Athyrium Filix femina antrafen (s. S. 11). Die Braunfärbung der Membran erstreckt sich von der Hypodermis aus auf die benachbarten Rindenzellen, deren Membran weniger verdickt ist. Schon in der Region der Wurzelhaube findet sich diese Schicht angelegt als eine einheitlich gebaute Schicht kleiner, polygonaler Zellen, wie dies Taf. I, Fig. 7 h zeigt. In der jugendlichen Zelle findet sich inmitten des braun gefärbten Inhalts eine längliche Vakuole, die sich deutlich von dem umliegenden Stoff abhebt, wenn ich diesen mit Methylenblau (in wässeriger Lösung) färbe (Taf. I, Fig. 25). Mit zunehmendem Alter nimmt der Gehalt an braunen Inhaltsstoffen in den Hypodermzellen zu, tritt aber in keinen andern Zellen der Rinde auf. Die Hypodermzellen sind äußerst lang gestreckt (250—600 μ lang) [Taf. II, Fig. 29]. Sie zeigen im Alter auf ihren Längswänden spaltenförmige Risse, die die ganze Breite der Wand einnehmen (Taf. II, Fig. 28). Sie lassen sich in diesem Stadium nicht mehr plasmolysieren. Die in der lebenden Zelle braune, schwammige Inhaltsmasse ist in Alkohol vollständig unlöslich und wird auch darin nicht entfärbt. Runde, hellere Stellen kommen in der dunklen Masse vor, in denen wir jedenfalls Vakuolen vor uns haben, die in verschiedenen Zellen verschieden groß sind (Taf. I, Fig. 26). Die Hypodermzellen sind frei von Krystallen und fettartigen Substanzen; auch fehlt Stärke in ihnen, während diese in den Rindenzellen reichlich vorhanden ist. Ihr relativ großer Zellkern ist deutlich zu erkennen. Die braune Inhaltsmasse wird durch Eisenchlorid (20 %) dunkelbraun mit olivgrünem Ton gefärbt, schwächer prozentige Lösung färbt sie nicht. Mit Methylengrün und Methylenblau färbt sie sich intensiv. Durch Eau de Javelle wird der Inhalt herausgelöst unter Bleichung und Quellung der Zellmembran. Färbung mit Chlorzinkjod ergibt alsdann Cellulosefärbung der Membran, wobei Mittellamelle und Zwickel der Hypodermzellen nur schwach gefärbt werden, wie sich das auch S. 11 für die Rindenzellen von Athyrium zeigte. Lasse ich Eau de Javelle nur kurze Zeit einwirken, so wird die etwa noch vorhandene Inhaltsmasse mit Chlorzinkjod dunkelgelb gefärbt. Durch Schwefelsäure wird der Inhalt infolge Quellung der Membran mehr zusammengepreßt und erscheint somit dunkler braun. Plasmolyse läßt sich mittels 10 % Kaliumnitratlösung erzielen. Die Beobachtung wird jedoch durch die starke Braunfärbung der Membran sehr erschwert.

An diesen typischen Fall einer Hypodermis bei Onoclea sensibilis schließt sich ein ähnlicher Fall für Athyrium Filix femina an. Wir finden hier unter dem eigenartigen, braunen, S. 11 beschriebenen Epiblem die Rindenzellen ein bis zwei Schichten tief ebenfalls mit braunen Inhaltsmassen erfüllt, die eine längliche Vakuole umgeben (Taf. I, Fig. 8). Diese Zellen stimmen mit dem Jugendzustand der Hypodermzellen von Onoclea überein. Die hypodermatischen Zellen von Athyrium werden jedoch nie ganz und in solcher Mächtigkeit mit den braunen Stoffen angefüllt wie die Hypodermzellen von Onoclea, die auch eine geschlossenere Zellschicht bilden.

Zur Ausbildung einer einschichtigen, mechanisch wirksamen, hypodermatischen Zelllage kommt es bei Cystopteris fragilis (Taf. I, Fig. 2, 27 h). Die direkt unter dem Epiblem liegende Zellschicht, deren Zellen auf dem Querschnitt betrachtet, etwas tangential gedehnt und von annähernd gleicher Gestalt sind, verdickt in u-förmiger Weise ihre Membranen durch Auflagerung von 3—4 Lamellen auf die inneren

Tangential- und Radialwände (Taf. II, Fig. 30). Diese Membranschichten werden mit braunem Farbstoff imprägniert. Im Jugendzustand ist nur diese hypodermale Zelllage, sowie das Epiblem braun gefärbt. Die Braunfärbung greift erst später auf die andere Rindenzellen über, indem sich wieder zunächst die Mittellamelle und ihre Zwickel bräunen; jedoch bleiben sämtliche Rindenparenchymzellen dünnwandig. Die Hypodermzellen weisen keine Tüpfel auf wie die dickwandigen braunen Zellen der Verdickungszone der inneren Rinde anderer Polypodiaceen. Eine besondere Initialzelle wird der hypodermatischen Rindenschicht wohl zukommen, jedenfalls deuten die Angaben von Naegeli und Leitgeb (1868, S. 81 und 113) für Cystopteris darauf hin. Wenn das Epiblem kollabiert, so schließt die Hypodermis das Gewebe der Rinde nach außen ab. Selbst die zarte äußere Tangentialwand, die diese Zelllage mit der Epiblemschicht gemeinsam hat, kollabiert dabei häufig.

Bei einigen Farnen kommen „hypodermatisch ausgebildete äußere Rindenpartien“ vor. Hinweise auf diese hypodermalen Schichten bietet uns die Literatur über Farne mehrere. Naegeli und Leitgeb (1868, S. 81), welche die Entwicklung der verschiedenen Gewebschichten aus der tetraëdrischen Mutterzelle verfolgen, erwähnen, daß bei Polypodium, Cystopteris und Blechnum die früh abgegliederte Initialzelle der „Epidermis“ sich noch einmal tangential teile. Die äußere Zelle wird zur eigentlichen Epidermis. In der inneren Zelle tritt nur selten noch eine tangentiale Teilung ein. Aus diesem Grunde sei diese Schicht als zur Epidermis gehörig aufzufassen; ebenso stimme sie in Bezug auf die Anzahl der in ihr sich bildenden Querwände mehr mit dieser als mit den innen gelegenen Rindenzellen überein. Nur bei Cystopteris fragilis haben wir eine distinkt ausgebildete Hypodermis, während bei den übrigen Gattungen die erwähnte hypodermale Initialschicht sich nie zu einer eigentlichen Hypodermis ausbildet.

Van Tieghem (1870, S. 68) macht bei Cyathea medullaris darauf aufmerksam, daß die Braunfärbung des Rindenparenchyms zunächst in der äußeren Zone erfolge und von da erst nach und nach bis zur Endodermis hin fortschreite. Ebenso beschreibt er für Angiopteris evecta (S. 70) eine braune, korkartige Schicht — „couche subéreuse brunâtre“ — zu der sich die äußeren Zellen unter dem Epiblem ausbilden sollen. Nach meinen Untersuchungen erweist sich aber die Rinde dieser letzteren Form durchweg einheitlich gebaut. Für Balantium und Cyathea erwähnt Dippel (1898, S. 476) die Verdickung und Braunfärbung parenchymatischer Zellen, die direkt unter der Wurzelhaut liegen. Cyathea stand mir nicht zur Verfügung. Daß diese Zellen sich bei allen Formen zunächst braun färben, ist bekannt. Poirault (1893, S. 123) führt für Cystopteris und Loxsoma ähnliche Verdickungen der Zellmembran in der äußeren Rinde an, „wie sie eigentlich der inneren zukommen“. Bei Aspidium Oreopteris und Polypodium Dryopteris erstreckt sich nach ihm die Verdickung auf 2—3 unter dem Epiblem liegende Schichten. Für Cystopteris fragilis (s. S. 16), Cystopteris montana und Aspidium Oreopteris ist dies der Fall, nicht aber für Polypodium Dryopteris. Janse (1897, S. 64) spricht bei Cyathea und Ophioderma pendulum von einer „Exodermis“, und meint er hiermit jedenfalls derartige hypodermale Rindenschichten. In Rhizomen scheinen, wie es aus den Angaben der Literatur hervorgeht, hypodermale braunwandige Schichten häufiger zu sein, und habe ich auch dies vielfach beobachten können. Gerade die Formen, deren Wurzel mit einer starken, sklerenchymatischen Verdickungszone ausgestattet sind, besitzen in den Rhizomen mehrschichtige hypodermale Lagen braunwandigen Gewebes, wie sich dies am auffallendsten bei Aspidium Filix mas zeigt.

Nach meinen Untersuchungen erstreckt sich diese Verdickung und Bräunung der äußeren Rindenzellschichten, die den hypodermalen Charakter bedingen, anfangs nur auf die unmittelbar unter dem Epiblem liegende Lage von Rindenzellen, greift dann erst allmählich auf die folgenden über. Die innersten Rindenzellen bleiben jedoch selbst an der Basis der Wurzeln dünnwandig. Zunächst werden die braunen Farbstoffe in die Mittellamelle der Zellmembran eingelagert. Alsdann werden weitere Celluloselamellen aufgelagert, die nun auch mit dem braunen Farbstoff imprägniert werden. Die so verdickten Rindenzellen weisen reichlich Tüpfelkanäle auf. Das Verhalten dieser braunen Zellmembranen gegenüber Reagentien habe ich bei Besprechung des Epiblems (S. 8) schon geschildert. Die Mittellamelle der braunen Zellen wird nach vorheriger Behandlung mit Eau de Javelle von Chlorzinkjod nur schwach violett gefärbt (Taf. I, Fig. 9). Wenn das Epiblem kollabiert, was oft schon sehr früh eintritt, bilden diese kleinlumigen hypodermalen Rindenzellen den Abschluß des Gewebes der Wurzel nach außen.

Derartige hypodermale Schichten fand ich bei folgenden Formen: Fam. Polypodiaceae: Aspidium Oreopteris, Cystopteris montana, Polypodium Phegopteris, Struthiopteris germanica, Woodwordia caudata. Fam. Osmundaceae: Osmunda regalis, Todea barbara, — superba. Fam. Gleicheniaceae: Gleichenia flabellata.

Zweckmäßigerweise sind von diesen hypodermalen Schichten diejenigen peripheren Schichten der normalen Wurzelrinde zu trennen, die stets dünnwandig bleiben, aber zuerst die Braunfärbung in ihrer Membran zeigen, so daß man bei Betrachtung einzelner Entwicklungszustände denken könnte, es läge eine scharf begrenzte „hypodermale Zellschicht" vor. Die Braunfärbung der Rindenparenchymzellen schreitet von außen nach dem Zentrum zu fort, so daß die peripheren Lagen schon gebräunte Membranen haben, während die übrigen Rindenzellen noch farblos sind. Russow (1872, S. 96 und 99) glaubt, so bei den Hymenophyllaceen und Schizaeaceen von einer „Außenrinde" sprechen zu müssen, die durch 2—3 Schichten peripherer, dünnwandiger Zellen gebildet wird. Diese Zellen sind nach Russow bei Aneimia und Lygodium fast kohlschwarz, was sich bestätigte. Das Rindenparenchym vieler Farne ist reichlich mit relativ großen Stärkekörnern angefüllt.

IV. Die Endodermis.

Das Leitbündel der Farnwurzeln wird vollkommen von der Endodermis umschlossen. Es ist dies die Zellschicht, die in den Arbeiten über Farne von Poirault als „assise plisée" und von van Tieghem als „gaîne protectrice" oder „membrane protectrice" bezeichnet wird. Schon Naegeli und Leitgeb (1886, S. 83) hatten darauf aufmerksam gemacht, daß die innerste Zellschicht der Rinde in den Farnwurzeln different von den anderen Rindenzellen ausgebildet werde. Van Tieghem (1870, S. 60) führte dann für diese Zellschicht die erwähnte Bezeichnung ein und wies schon auf die Erscheinung des Casparyschen Streifens hin, den er aber noch nicht als solchen beschreibt. Dies tut erst Russow (1872, S. 102), der auch darauf aufmerksam macht (S. 81), daß die Endodermis von früheren Autoren geradezu übersehen worden ist, besonders da, wo die innere Rinde zu einer stark sklerenchymatischen Zone ausgebildet ist, welche die äußerst schmalen Endodermzellen umschließt. Die Endodermis ist immer einschichtig; nur in einem Falle habe ich bei Pteris tremula eine Zelle verdoppelt gefunden (Taf. III, Fig. 78 e e).

Im Querschnitt betrachtet sind die Zellen der Endodermis alle gleichgroß, bis auf die den Tracheidengruppen gegenüberliegenden, die häufig weiter sind (Taf. II, Fig. 31, 32 e). Sie sind tangential abgeflacht und langgestreckt; ihre Querwände liegen meist horizontal, ihre Radialwände korrespondieren mit denen der angrenzenden Rindenzellen und bilden hier Intercellularen mit ihnen. Alle Zellen sind gleichartig; Kurz- und Langzellen sind nicht zu unterscheiden. Auffallend ist, daß bei relativ dicken Wurzelzweigen die Zahl der Zellen der Endodermis im Verhältnis zum Umfang der Ellipse klein ist und daß die einzelnen Zellen in tangentialer Richtung sehr gedehnt sind. Nicht in tangentialer Richtung abgeflachte Endodermzellen, sondern mit mehr quadratförmigem oder unregelmäßig gestaltetem Querschnitt finden sich im allgemeinen seltener, so bei Ophioglossum, Botrychium, Marattia, Angiopteris, Osmunda, Todea, Gleichenia und Ceratopteris.

Die Membran der Endodermzellen ist im Jugendzustand farblos und besteht aus reiner Cellulose. Alsdann wird die äußere Tangentialwand bei den Formen, deren Rindenzellen braun sind, ebenfalls gebräunt. Die braune Färbung reicht bis in die Zwickel der Radialwände hinein und dringt dann bis zum Casparyschen Streifen vor. Zuletzt sind die Zellmembranen durchweg schwach bräunlich, jedoch geben sie nach Eau de Javelle-Behandlung die typische Cellulosereaktion mit Chlorzinkjod. Die Endodermzelle enthält einen feinkörnigen, gelblichen Protoplasten mit einem im Jugendstadium besonders hervortretenden, großen Zellkern und Kügelchen einer fettartigen Substanz. Fett findet sich besonders reichlich in älteren Stadien, wo die Fettsubstanzen infolge ihrer starken Färbbarkeit mit Sudan die Untersuchung der geichfalls so gefärbten Suberinlamellen sehr erschweren. Poirault (1893, S. 134) führt sogar

diese Färbung der fettartigen Inhaltsstoffe als Erkennungsmittel für die Endodermis an. Stärke findet sich nur in den Endodermzellen von Trichomanes radicans.

Die Differenzierung der Endodermis beginnt sehr früh. Die Entwicklungsgeschichte ihrer Initialzelle habe ich schon auf S. 7 beschrieben (Taf. IV, Fig. 94 e). Hinsichtlich der Entstehung der Endodermis liegen die Verhältnisse gerade so wie bei den Wurzeln der Phanerogamen, nur geht die Differenzierung der Endoderminitiale hier erst in weit späteren Stadien der Teilung der Mutterzelle vor sich. Der Unterschied zwischen den Wurzeln der Phanerogamen und Filicinen liegt ferner darin, daß bekanntermaßen bei diesen die Wurzelzweige in der Endodermis der Mutterwurzel ihren Ursprung nehmen, während bei den Phanerogamen die wurzelbildenden Zellen die des Perikambiums sind. In den Endodermzellen, die den Gefäßgruppen gegenüberliegen, vollzieht sich bei den Filicinen durch Anlage einer Scheitelzelle und darauf in bekannter Weise erfolgender successiver Teilung die Bildung von Wurzelzweigen. Wie auch schon Campbell (1895, S. 331) und Weiß (1880, S. 120) angeben, trennt sich beim Schneiden älterer Regionen das Gefäßbündel von dem Rindengewebe los, indem die zarten Radialwände der Endodermzellen zerreißen. Bei Mikrotomschnitten tritt, wie Boodle (1901, S. 388) erwähnt, noch die Schwierigkeit auf, das sklerotische Gewebe mit Paraffin zu durchtränken und es zu schneiden. Er empfiehlt das Objekt vor dem Einbetten 24 Stunden mit Eau de Javelle zu behandeln.

Die Zellen der Endodermis treffen wir bei den Farnen im Embryonal-, Primär- und Sekundärzustand an. Ein Tertiärzustand der Endodermzellen kommt bei den Farnwurzeln niemals vor. Im Embryonalzustand haben auch hier die Endodermzellen vollkommen den Charakter von Meristemzellen (Taf. II, Fig. 33 e). Ihre Wände sind noch relativ dünn, sind nie mit den braunen Farbstoffen imprägniert und geben reine Cellulosereaktion. Die Primärendodermzellen sind durch das Vorhandensein des Casparyschen Streifens charakterisiert. Im Sekundärzustand tritt eine dünne, verkorkte Lamelle auf, die bei einigen nur auf der Tangentialinnenwand liegt, bei andern allseitig die Zelle in ihrem Innern auskleidet. Letzterer Fall entspricht dem für die Sekundärendodermzellen der Phanerogamen typischen. Wir wollen nun die einzelnen Entwicklungsstadien der Endodermzellen betrachten.

1. Bau der Primärendodermzellen.

Geeignetes Objekt für die Untersuchung des Baues der Primärendodermzellen sind die Wurzeln von Ophioglossum vulgatum. Die Zellen der Rinde bilden ein lockeres parenchymatisches Gewebe, sind stärkehaltig und reichlich mit endophytischem Pilzmycel angefüllt. Der Stärkegehalt und das Vorhandensein von Pilzen nimmt aber nach der Endodermis zu ab, die ganz davon frei ist. Infolge der verschiedenen Größe und Form ihrer Zellen erscheint die Endodermis auf Querschnitten unregelmäßig gestaltet (Taf. II, Fig. 34 e), während sie bei den Polypodiaceen eine regelmäßiger gebaute Zellschicht darstellt (Taf. IV, Fig. 79 u. folg. e).

Bei den Wurzeln von Ophioglossum tritt außer einem geringen Stück an der Spitze, wo Embryonalzustand der Zellen vorhanden ist, nur das Primärstadium der Endodermzellen bis zur Basis der Wurzel auf. Alles, was hier für Ophioglossum vulgatum gesagt wird, läßt sich auch auf die Endodermis der Wurzel von Botrychium Lunaria übertragen. Die Endodermzellen sind im Querschnitt vier-, fünf- oder sechsseitig. Ihre Länge schwankt zwischen 130—320 μ, ihre Breite in radialer Richtung zwischen 25—30 μ und ihre Breite in tangentialer Richtung zwischen 25—40 μ. Die Radialwand mißt auf dem Querschnitt 12—27 μ, die Breite des Casparyschen Streifens 5 μ, die Dicke des Casparyschen Streifens 0,3 μ. Im embryonalen Zustand hat die Radialwand eine Dicke von 0,2 μ.

Der Casparysche Streifen, der in normalen Fällen die Radialwände durchzieht, nimmt gewöhnlich die Mitte der Wände ein (Taf. III, Fig. 40), liegt aber auch häufig mehr nach dem zentralen Teil der Wurzel zu. Die den Casparyschen Streifen führenden Längswände liegen nicht immer genau in den Querschnittsradien der Wurzeln. Jedoch ist die Lage des Casparyschen Streifens immer eine derartige, daß eine Diffusion von Nährstoffen durch eine Wand, welche eine Zelle des Leitbündels mit einer Rindenzelle verbindet,

unmöglich gemacht wird, was mit der Hypothese über seine Leistung in gutem Einklang steht. Liegt der Streifen auf einer Wand, die nahezu tangential liegt, so ist gewöhnlich eine neue Längswand mit einem Casparyschen Streifen eingeschaltet, die direkt auf die tangential liegende Wand an der Stelle dicht neben dem Casparyschen Streifen derselben auftrifft (Taf. II, Fig. 35). Derartige anormale Lagen des Casparyschen Streifens habe ich auch vereinzelt bei andern Farnwurzeln gefunden, so bei Osmunda regalis, Pteris serrulata und Struthiopteris germanica (Taf. III, Fig. 52). Taf. II, Fig. 36 zeigt den einzigen von mir beobachteten Fall, wo bei anormaler Lage des Streifens die Radialwand r der Endodermzellen nicht ausreichend gegen Diffusion von Nährstoffen gesichert scheint. Bei Struthiopteris zeigte sich auch gelegentlich eine Teilung einer Primärendodermzelle in tangentialer Richtung (Taf. II, Fig. 37), während nachträgliche Teilung in radialer Richtung durch eine neue Wand häufiger zu beobachten ist. Es wird in dieser dann auch der Casparysche Streifen angelegt. In einem Falle, wo eine radiale Wand sich gegabelt hatte, war auch der Casparysche Streifen der Spaltung gefolgt, und ragte in jeden Ast ein Stück herein (Taf. II, Fig. 39 r). Die Mittellamelle der Zellmembranen, die von den Zwickeln ausgeht, ist bis zum Casparyschen Streifen zu verfolgen.

Der Casparysche Streifen zeigt sich bei Querschnitten schon in relativ kurzem Abstand von dem Vegetationspunkt in den Radialwänden. Er erscheint wie bei den Angiospermen zuerst im Querschnitt der Zellwand als Punkt (Taf. II, Fig. 38, 50) und verbreitert sich schnell mit dem Wachstum der Zelle bis zu einer Breite von 5 μ (Taf. II, Fig. 40, 49). Bei einer 8,5 mm langen Wurzel von Ophioglossum vulgatum wurde das erste Auftreten des Casparyschen Streifens in 1,3 mm Spitzenabstand bemerkt, bei einer Wurzel von 22 mm Länge ebenfalls im gleichen Abstand. Bei letzterer Wurzel zeigte sich im Spitzenabstand 1 mm die erste Siebröhre angelegt, die folgenden Schnitte zeigten nun die Anlagen der ersten Tracheiden. Erst nach Anlage des ersten Gefäßes tritt der Streifen auf. Seine Anlage erfolgt nicht gleichzeitig rings auf allen Radialwänden, jedoch ist die Übergangszone, d. h. die Region, die Zellen im Embryonal- und Primärzustand zugleich aufweist, so klein, daß ihre Länge nicht zu messen ist. Die Anlage des Casparyschen Streifens scheint zunächst stets in den Radialwänden zu erfolgen, die den Siebröhren opponiert sind, während die den Tracheiden oder ihren Primanzellen gegenüberstehenden Wände am längsten des Streifens entbehren. So zeigte ein in geringerem Abstand von der Wurzelspitze geführter Schnitt von 18 radialen Längswänden der Endodermis 13 Radialwände mit und 5 Radialwände ohne Casparyschen Streifen. Vor dem Siebteil, der, was für Ophioglossum auch charakteristisch ist, direkt an die Endodermis grenzt, war durchweg der Casparysche Streifen angelegt. Die Radialwände ohne Casparyschen Streifen lagen gegenüber den Tracheiden, von denen 5 an 4 getrennt liegenden Stellen angelegt waren. Vor einer jeder dieser Stellen lag eine Radialwand ohne Casparyschen Streifen. Die 5, offene Stelle befand sich vor einer meristematischen, im Komplex der Siebröhren gelegenen Parenchymzelle.

In Folgendem wollen wir nun auf die Reaktionen des Casparyschen Streifens eingehen und seinen feineren Bau erörtern. Der Casparysche Streifen ist farblos und an seinem glänzenden Aussehen erkennbar, das durch sein starkes Lichtbrechungsvermögen bedingt ist.

Die folgenden von Kroemer (S. 91 u. folg.) angewandten Reaktionen und Färbungen des Casparyschen Streifens bei den Angiospermenwurzeln lassen sich in gleicher Weise auch bei meinem Material erzielen: Phloroglucin-Salzsäure;[1] Chlorzinkjod; Chlorcalciumjod; Sudanglycerin; conc. Schwefelsäure; conc. Chromsäure; Kalilauge.

Entgegen den Untersuchungen von Kroemer (S. 93) ließ sich die Kaliumpermanganatreaktion auf verholzte Membranen nach Mäule (1901, S. 7) doch erzielen, indem sich der Casparysche Streifen wie die Tracheiden purpurrot färben, eine Reaktion, die Kroemer bei den wenigen von ihm daraufhin untersuchten Angiospermenwurzeln nicht konstatieren konnte. Mit Kalilauge färbte sich auch bei den Farnen der Casparysche Streifen schwach gelblich. Bei Erwärmung tritt stärkere Aufhellung und intensivere Gelbfärbung des Casparyschen Streifens ein, während er nach Kroemer (S. 92) dann farblos wird. Derartig behandelte Schnitte sind für den Nachweis des Casparyschen Streifens gut zu gebrauchen. Nach Kochen in Kali-

[1] Diese Reaktion ist eine der vorteilhaftesten, da sie jederzeit leicht den Streifen erkennen läßt.

lauge und nachfolgender Behandlung mit Schwefelsäure tritt nunmehr erst Lösung des Streifens ein, nachdem alle übrigen Membranen, auch die Tracheiden längst gelöst sind.

Von neuen Reaktionen auf den Casparyschen Streifen führe ich an: Anilinhydrochlorat, das die Schnitte stark aufhellt und den Casparyschen Streifen gelb färbt. Chloralphenol hellt gleichfalls stark auf und läßt den farblosen Casparyschen Streifen deutlich infolge seines jetzt besonders stark hervortretenden Lichtbrechungsvermögens erkennen. Hämalaun färbt den Casparyschen Streifen wie die Tracheiden dunkelviolett, die übrigen Membranen schwach violett. Jodjodkalium liefert braune Färbung des Casparyschen Streifens. Methylgrünessigsäure liefert eine haltbare, blaugrüne Färbung des Casparyschen Streifens und der Tracheiden. Anilin-, Methylen- und Spritblau färben den Streifen gleichfalls intensiv. Salzsäure verändert ihn nicht, läßt ihn nur in schwach rötlicher Färbung stärker hervortreten. Nach der Zimmermannschen Fuchsin-Jodgrün-Methode[1] nimmt der Casparysche Streifen eine rote Farbe an, wie auch Rosen (1895) angibt. Die Färbung mit Jodgrün erwähnen auch van Tieghem und Douliot (1888, S. 364) und schließen daraus auf eine Verholzung des Casparyschen Streifens.

Im Wesentlichen ergeben sich nach Eau de Javelle-Behandlung, wobei immer darauf zu achten ist, inwieweit die Javellsche Lauge die Grundsubstanz der Membran verändert, die gleichen Resultate wie bei Kroemer. Nach 25 Minuten langer Maceration in Eau de Javelle und Auswaschen in salzsäurehaltigem Wasser nimmt der Casparysche Streifen Phloroglucinfärbung nicht mehr an. Chlorzinkjod und Chlorcalciumjod färben den Casparyschen Streifen wie vorhin, die übrigen Membranen violett. Sudanglycerin färbt den Casparyschen Streifen ebenso schwach rosa wie die Tracheiden. Die Kaliumpermangnatreaktion läßt den Casparyschen Streifen unter Quellung schwach gelblich erscheinen, die Tracheiden sind intensiver gefärbt. Conc. Schwefelsäure löst jetzt den Casparyschen Streifen vollkommen. Wirkt die Javellesche Lauge länger als 24 Stunden, so wird dadurch die Membranstruktur des Casparyschen Streifens merklich geändert. Er wird dünn und mit Chlorzinkjod wie die übrigen Teile der Wand nur schwach violett gefärbt. Eine sehr gute Doppelfärbung ließ sich nach kurzer Behandlung mit Eau de Javelle folgendermaßen erzielen. Die ausgelaugten Schnitte wurden ca. 10 Minuten in einer alkoholischen Lösung von Spritblau gefärbt. Durch Entfärben mit absolutem Alkohol behielten nur der Casparysche Streifen und die Tracheiden ihre blaue Farbe. Dann erfolgende Färbung in Safranin färbte die übrigen Membranteile hellrot. Der Casparysche Streifen zeigt sich, von der Fläche betrachtet, als blaues, gleichmäßig breites Band auf der rot gefärbten Zellwand. Entgegen den Untersuchungen von Kroemer an Angiospermenwurzeln konstatierte ich, daß die länger macerierten Casparyschen Streifen Färbungen mit Anilin-, Brilliant-, Methylen-, Naphtylen- und Spritblau doch annehmen. So war der Casparysche Streifen bei Schnitten, die 18 Stunden in Eau de Javelle gelegen hatten und dann in wässriger Lösung von Anilinblau gefärbt wurden, dunkelblau bis purpur gefärbt, die übrigen Membranen lichtblau. Brilliantblau färbte nach langer Eau de Javelle-Behandlung (20 Std.) Streifen sowie Tracheiden gleichmäßig intensiv blau. Die übrigen Membranen waren farblos. Spritblau in alkoholischer Lösung verlieh dem lange macerierten Casparyschen Streifen einen deutlich sichtbaren, rötlich blauen Ton, die Tracheiden waren rein blau, die Celluloselamellen von violetter Farbe. Gelegentlich der Untersuchungen von Wurzelquerschnitten von Ophioglossum auf Plasmaverbindungen zeigte sich nach Eau de Javelle-Behandlung der Casparysche Streifen mit Pyoktanin dunkelblau gefärbt. Die Cellulosemembranen sind vollkommen farblos, so daß sich der von der Fläche mehr violett gefärbt erscheinende Casparysche Streifen deutlich von den übrigen Membranen abhebt.

Im Weiteren hatte ich mir die Aufgabe gestellt, nach einem Farbstoff zu suchen, der wohl die cellulosehaltigen Membranteile färbte, den Casparyschen Streifen aber ungefärbt ließ. Ein derartiger Farbstoff würde besonders als leichtes Erkennungsmittel für den Casparyschen Streifen in den Radialwänden von Sekundärendodermzellen in Betracht kommen. Kroemer (S. 93) schreibt nun, daß Kongorot die länger macerierten Casparyschen Streifen nicht färbte, die übrigen Wandteile der Zelle aber deutlich röte. Demzufolge unterwarf ich eine Reihe von Schnitten der Färbung mit den verschiedensten Azofarbstoffen. Die Farbstoffe, die zum Teil mit Glaubersalz abgeschwächt waren, wurden in Wasser leicht aufgelöst. Die

[1] s. A. Zimmermann, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Bd. II. S. 5.

Schnitte wurden alle mit Eau de Javelle vorher ca. 18 Stunden behandelt und 1—2 Tage in der Farblösung gelassen. Die Cellulosemembran, besonders die Siebröhren, werden durchweg je nach dem betreffenden Farbstoff rosa, rot, blau oder violett gefärbt. Ebenso werden die endotrophen Mycorrhizen stark mitgefärbt. Der Casparysche Streifen, sowie die Tracheiden nehmen aber gleichfalls eine Färbung an, die zwar, besonders wenn man den Streifen von der Fläche betrachtet, nicht sehr hervortretend ist. Am deutlichsten tritt die Färbung des Streifens noch mit Congo G[1] und Brilliant-Congo R[1] auf. Von den 18 angewandten Azofarbstoffen färbt Congo[2] allein den Streifen nicht. Bei diesen verschiedenen Färbungen zeigt sich auf den Querwänden der Rindenparenchymzellen ein dichtes, erhabenes Leistenwerk (Taf. II, Fig. 42), das schon Russow (1872, S. 122) für Ophioglossum beschreibt. Besonders gut färben sich diese Leisten mit Benzopurpurin 6 B[3] und Brilliantpurpurin R[3]. Zwischen dem Leistenwerk treten deutlich abgegrenzte Tüpfel hervor. Auch auf den Querwänden der Endodermzellen findet sich dieses Leistenwerk, jedoch nicht in der Deutlichkeit wie bei den Parenchymzellen. Die erwähnten Färbungen bezw. Nichtfärbungen des Casparyschen Streifens mit den Azofarbstoffen sind jedoch nicht so auffallend, als daß man sie benutzen könnte.

Dagegen haben wir in Rutheniumrot einen Farbstoff, welcher den Casparyschen Streifen nicht färbt. Die Cellulosemembranen färben sich intensiv karmin, besonders das Leistenwerk der Parenchymzellen tritt gut gefärbt hervor. Versuche mit dieser Färbung an Wurzeln von Iris zeigten merkwürdigerweise ein umgekehrtes Verhalten des Casparyschen Streifens, der sich hier stark färbte. Ebenso wie der Casparysche Streifen zeigen sich bei Ophioglossum und Botrychium die Tracheiden bis auf die Mittellamelle und Zwickel ungefärbt.[4] Die weiter unten beschriebene Blaufärbung der verkorkten Lamellen mit Dimethylparaphenylendiamin + α-Naphtol nimmt der Casparysche Streifen gleichfalls nicht an.

Ich untersuchte nun genauer die Flächenansicht des Casparyschen Streifens und der Endodermzellwände an Querwänden, wobei ich mich eines Zeiss'schen Mikroskopes (Comp. Oc. 12; Obj. Immers. $^1/_{12}$) bediente. Ich unterwarf so einen Schnitt der Einwirkung verschiedener Farblösungen und beobachtete immer die gleiche Querwand einer Endodermzelle. Zunächst wurde der Schnitt mit Eau de Javelle kurz behandelt. Die dann mit ihm vorgenommene Färbung in wässriger Lösung von Benzopurpurin 6 B ließ den Casparyschen Streifen in der Flächenansicht als breites stark gefranztes Band, die Mitte der Querwand einnehmend, erkennen. Die übrige Querwand zeigte, nur an einigen Stellen deutlich, das geweihartig verzweigte Leistenwerk. Tüpfel konnten mit Sicherheit dazwischen nicht nachgewiesen werden. Die Leisten laufen besonders an den ausgebogenen Stellen des Casparyschen Streifens auf denselben zu, sind sogar über ihn hinaus zu verfolgen. Nach Auswaschen in Wasser wurde der Schnitt über einen Tag in einer Farblösung von Spritblau O[5] in Alkohol absol. gefärbt. Der Casparysche Streifen färbte sich intensiv dunkelblau. Einzelheiten am Casparyschen Streifen, sowie das Leistenwerk waren nicht sichtbar. Eine nur schwache Färbung mit derselben Lösung bei einem andern Schnitt zeigte jedoch den Casparyschen Streifen schwach violett mit deutlichen, reichlich vorhandenen Tüpfeln darin. Der vorher beschriebene Schnitt wurde nach sorgfältigem Auswaschen nun noch einer Färbung mit Chlorzinkjod unterworfen. Die Ausbuchtungen an dem intensiv dunkelgelb gefärbten Casparyschen Streifen treten hier sehr deutlich hervor (Taf. II, Fig. 44). Dunkle Punkte, sowie dunkle Stellen waren auf ihm sichtbar. Die übrige Querwand war schwach violett gefärbt. Die Leisten waren hier deutlich sichtbar und liefen auf die Ausbuchtungen des Casparyschen Streifens zu. Vereinzelte helle Stellen in der Querwand waren sichtbar, eine helle Kontur lief vornehmlich links neben dem Casparyschen Streifen. Die quergeschnittene Wand der betreffenden Endodermzelle war dunkelviolett gefärbt. Recht schön war die Tüpfelung im Casparyschen Streifen noch bei einem mit Fuchsin-Jodgrün gefärbten Präparat zu sehen (Taf. II, Fig. 43). Der Casparysche Streifen hatte

[1] bezogen von Bayer, Elberfeld.

[2] „ „ Aktiengesellschaft für Anilin-Fabrikation, Berlin.

[3] „ „ Leonhardt, Mühlheim a. Rhein.

[4] Mit Rutheniumrot gefärbte Präparate lassen sich, ohne daß die Färbung merklich verschwindet, leicht in Canadabalsam einschließen.

[5] bezogen von Bad. Anilin- und Sodafabrik, Ludwigshafen.

nicht die früher erwähnte rote Färbung, sondern er zeigte einen violetten Ton. Die übrige Zellwand war rötlich gefärbt. Einzelheiten konnten bei ihrer lichtschwachen Färbung nicht darin wahrgenommen werden.[1]

Die feineren Einzelheiten der Querwände, insbesondere des Casparyschen Streifens lassen sich, wie sich zeigte, am besten bei Färbung der Präparate mit Chlorzinkjod studieren. Es wurden in dieser Richtung noch einige Untersuchungen unternommen, wobei auf die längere oder kürzere Einwirkung der Javelleschen Lauge Rücksicht genommen wurde. So wurde ein ca. 6 Stunden ausgelaugter Schnitt der erwähnten Färbung unterworfen und eine Querwand betrachtet, die folg. Bild ergab (Taf. II, Fig. 45). Der auf beiden Seiten des Casparyschen Streifens gelegene Teil der Querwand war violett gefärbt und wies ein netzartiges Leistenwerk, ähnlich dem der Querwände der Parenchymzellen, auf. Scharf umgrenzte Tüpfel lagen zwischen dem Maschenwerk. Auch im Casparyschen Streifen waren Tüpfel deutlich zu sehen. Der Casparysche Streifen zeigte die oben erwähnte gelbe Färbung, jedoch fand sich ein blaues Netz scheinbar darüber gelagert. Auf gleichem Niveau lagen die rein gelben, meist ovalen bis runden Stellen des Casparyschen Streifens und die Leisten der übrigen Querwand, die bei dieser hohen Einstellung deutlich waren. Bei mittlerer Einstellung tritt die blaue Färbung des Leistenwerks auf dem Casparyschen Streifen deutlich hervor, während die Leisten der Seitenteile der Querwand verschwommen sind.

Ein nur einige, ca. 5, Minuten der Javelleschen Lauge ausgesetzter Schnitt, der dann mit Chlorzinkjod gefärbt wurde, lieferte folgendes Resultat. Sehr deutlich waren die Leisten auf den Parenchymzellen zu erkennen. Die bei mittlerer Einstellung gelb erscheinenden, runden Stellen des Casparyschen Streifens waren bei hoher Einstellung violett. Bei mittlerer Einstellung waren die zwischen den gelben Stellen hinziehenden, dunklen Streifen violett gefärbt, während dies Rahmenwerk bei hoher Einstellung einen gelben Ton hatte, jedoch nicht so intensiv wie vorher der der runden Stellen.

Einige andere Querschnitte wurden zwei Tage in Eau de Javelle ausgelaugt unter häufiger Erneuerung der Lauge. Die Schnitte wurden dann wieder mit Chlorzinkjod gefärbt. Die Querwand färbte sich durchweg violett. Eine Gelbfärbung in ihrer Mitte, d. h. eine besondere Färbung des Casparyschen Streifens war nicht vorhanden, manchmal sah man noch die Grenzen des Streifens. Die violette Färbung stand der der Wände der Parenchymzellen bedeutend nach. Die Tüpfelung war reichlich und überall über die Querwand verbreitet. Die Tüpfel lagen häufig gruppenweise zusammen. Es trat eine Faltung des Casparyschen Streifens und somit der Querwand ein und zwar in radialer Richtung, da die Wand besonders dünn geworden war. Das früher beobachtete Leistenwerk war nicht mehr zu sehen. Der Casparysche Streifen wurde bei dieser Behandlung somit, wie Fig. 46 zeigt, auch längs gefaltet. Auffallend war, daß der Casparysche Streifen nunmehr beträchtlich dünner geworden war, so daß er in der Zeichnung von Querschnittsbildern nur durch eine zarte Kontur festzuhalten ist (Taf. II, Fig. 41). Vorkommnisse, wie die in der Fig. 41 dargestellten, bei denen der Streifen gerissen war, zugleich aber die abgerissenen Stücke noch etwas nebeneinander lagen, lassen vielleicht den Schluß zu, daß eine Spaltung des Streifens in der Mittellamelle eintreten könne; jedoch konnte diese Frage nicht mit Sicherheit entschieden werden.

Den von Kroemer aus seinen Versuchen geschlossenen Eigenschaften des Casparyschen Streifens wären aus obigem für die Farne noch hinzuzufügen,

1. daß der Casparysche Streifen mit Sicherheit reichlich Tüpfel aufweist,

2. daß der Casparysche Streifen in seinen Umrissen stark gefranzt und wellenartig gezackt erscheint,

3. daß die Javellesche Lauge verändernd auf ihn wirkt, in dem Maße, daß sie bei längerer Einwirkung die mit den charakteristischen Färbemitteln sich färbenden Bestandteile des Casparyschen Streifens zur Auflösung bringt, oder sie so verändert, daß schließlich anscheinend nur eine zarte Cellulosegrundlage mit reichlichen Tüpfeln übrig bleibt. Zugleich wird der Casparysche Streifen dadurch dünn, und die netzartige Struktur der Wandung und des Casparyschen Streifens verschwindet. Ob das Netz den Cas-

[1] Auch die von mir untersuchten Casparyschen Streifen in den Endodermzellen der Wurzeln von Hemerocallis fulva und Funkia Sieboldiana zeigten helle und dunkle Stellen. Die Tangentialwand der Endodermzellen wies deutlich Tüpfel auf.

paryschen Streifen überzieht, oder innerhalb der Wand liegt, ist schwer zu entscheiden. Durch lange Maceration mit Eau de Javelle wird auch eine Längsfaltung im Casparyschen Streifen hervorgerufen.

Über die Natur der den Casparyschen Streifen aufbauenden Stoffe läßt sich immer noch kein klares Bild gewinnen. Von einer Kutisierung des Casparyschen Streifens kann jedoch durchaus keine Rede sein. Ebenso ist noch nicht mit Sicherheit auf eine Verholzung zu schließen, obwohl die Reaktionen der verholzten Membranen ganz ähnliche wie die des Casparyschen Streifens sind.

Van Wisselingh hatte schon erwähnt, daß bei gewissen Phanerogamen die Querfaltungen des Casparyschen Streifens fehlen, daß also neben gewellten Casparyschen Streifen andere Formen niemals eine Wellung aufweisen. Poirault (1893, S. 132) macht auf ähnliche Fälle, wie van Wisselingh sie beobachtet hat, bei den Gefäßkryptogamen aufmerksam. Nach ihm sind die Casparyschen Streifen der Endodermis der Wurzeln von Ophioglossum und Angiopteris vollkommen eben, die von Equisetum gefalten. Eingehende Untersuchungen, die merkwürdige Resultate zeitigten, stellt Poirault speziell an Wurzeln von Ophioglossum vulgatum an. Er fand nämlich die Casparyschen Streifen der Längswände in den Endodermzellen mit besonderen Auflagerungen bedeckt, die mit Anilinblau die charakteristische Callosereaktion gaben. Der Casparysche Streifen schien oft geradezu quergestreift von derartigen Auflagerungen, die, nach ihm einzeln betrachtet, die Form einer Bikonvexlinse haben. An diesen Stellen war der Streifen gerissen, und es hatte sich eine callöse Auflagerung seitlich und über den Bruch erstreckt. Von der Fläche betrachtet, hatte diese Erscheinung Ähnlichkeit mit einer Spaltöffnung „stomate". In jüngeren Wurzeln sollten diese Frakturen nur in ziemlich weiten Abständen voneinander anzutreffen sein, wogegen sie in alten Wurzeln in solcher Häufigkeit auftreten sollten, daß ihre Callosebezüge gleichsam zu einer homogenen Auflagerung zusammenfließen. Diese Risse in dem Casparyschen Streifen waren nach ihm eine Folge der Kontraktion der Wurzel, indem der starre, wenig elastische Casparysche Streifen nicht der Kontraktion des übrigen Teils der Querwand folgen konnte und somit riß. In Ophioglossum sollten sich diese Calloseauflagerungen auch auf den Querwänden der Zellen wiederfinden. Bei Equisetum, wo der Streifen schon von Anfang an gefaltet ist, konnte Poirault nichts Ähnliches bemerken. Obwohl ich meine Untersuchungen speziell an Ophioglossum vulgatum sehr ausgedehnt hatte, konnte ich nie etwas Derartiges, was einer Bildung von Wundcallus entspricht, wahrnehmen. Auch Längsschnitte wurden zwecks Untersuchung des Casparyschen Streifens angefertigt. Der in seinen Umrissen wellig gebogene Casparysche Streifen nimmt auch hier die Mitte der relativ langen, radialen Längswand ein (Taf. III, Fig. 51). Die oben geschilderten Untersuchungen wurden jedoch immer an Querwänden vorgenommen, da Längsschnitte infolge der unregelmäßigen Lage der Zellwände der Endodermzellen nur selten gute Flächenbilder des Streifens lieferten. Die bekannte Erscheinung (s. Kroemer, S. 86), daß bei angeschnittenen Zellen sich der Protoplast zu einem dem Casparyschen Streifen fest anhaftenden Band inmitten des Zelllumens zusammengezogen hat, läßt sich auch hier wahrnehmen.

Das, was hier über den Casparyschen Streifen, sowie über den Bau der Primärendodermzellen von Ophioglossum vulgatum gesagt ist, läßt sich im Großen und Ganzen für die Primärendodermzellen aller übrigen Farne verallgemeinern. Während, wie schon gesagt, Ophioglossum, Botrychium und einige andere Arten hinsichtlich der Gestalt der Endodermzellen eine Ausnahme bilden, sind diese Zellen bei den übrigen Filicinen ziemlich flach, und nimmt hier der Casparysche Streifen die ganze Radialwand ein, wie dies z. B. bei Pteris (Taf. II, Fig. 49), Aspidium etc. der Fall ist.

Die Wurzel von Ophioglossum besitzt bis zur Basis der Wurzel nur Primärendodermzellen. Dasselbe trifft für die übrigen eusporangiaten Filicinen, wie Angiopteris, Botrychium, Marattia (Taf. II, Fig. 48) etc. zu. Farne, die wie diese des Sekundärstadiums der Endodermzellen ermangeln, verbreitern den Schluß der Radialwände in auffallender Weise. Hat der Streifen bei Ophioglossum und Botrychium schon eine auffallende Breite (5 μ) gegenüber der in den Endodermzellen von Monokotylenwurzeln, wo er z. B. wie bei Iris nur $^1/_{12}$ der gesamten Breite der Radialwand einnimmt, so erreicht er in den Wurzeln von Marattia alata (Taf. II, Fig. 48) und Angiopteris evecta eine Breite bis zu 24 μ und nimmt fast die ganze Radialwand ein. Die bei diesen zwei Formen anzutreffenden Endodermzellen, die in ihrem Bau sich vollkommen ähneln, sind äußerst weitlumig und dünnwandig. Im Längsschnitt betrachtet erweisen sie

sich etwa 2—3mal so lang als breit, sind im Verhältnis zu denen von Ophioglossum also von sehr geringer Längenausdehnung. Ihre Membranen zeigen sich hierbei gewellt. Relativ kürzere Zellen kommen nur äußerst selten vor.

Auch unter den leptosporangiaten Filicinen scheinen Vertreter einzelner Familien nur Primärendodermzellen auszubilden. Diese sind dann auch weniger regelmäßig gestaltet, besitzen dagegen keine so breiten Caspary'schen Streifen wie die der eusporangiaten Farne. Bei den folgenden Formen konnte eine Verkorkung der Endodermis niemals nachgewiesen werden: Fam. Hymenophyllaceae: Trichomanes radicans und T. parvulum; Fam. Osmundaceae: Osmunda regalis, Todea barbara, — superba. Vielleicht kommt allen Hymenophyllaceen und Osmundaceen nur der Primärzustand der Endodermzellen zu. In den Endodermzellen von Osmunda regalis ebenso in denen von Trichomanes parvulum ließen sich stets mit Sudan rot gefärbte, relativ große rundliche Massen nachweisen, die besonders dem Streifen auf beiden Seiten anhaften (Taf. II, Fig. 47). Auch in den Rindenzellen lagen übrigens sich mit Sudan rot färbende Massen.

Zur Untersuchung der Primärendodermzellen auf Plasmabrücken wurden Querschnitte von Ophioglossum vulgatum gemacht. Poirault (1893, S. 213) untersuchte als erster die Rinde dieses Farns auf Plasmaverbindungen und konnte solche zwischen den Zellen des Rindenparenchyms reichlich konstatieren. Von Plasmaverbindungen in den Wandungen der Endodermzellen erwähnt er nichts. Schon vor ihm hatte Terletzki (1884, S. 454) die Rinde der Wurzel von Struthiopteris germanica und Pteris aquilina auf Plasmaverbindungen untersucht. Er wollte solche zwischen den Rindenzellen beobachtet haben; jedoch sind das, was er als Plasmabrücken beschreibt, nur Tüpfelfüllungen, wie Arthur Meyer (1896) nachweist. Auch Terletzki (S. 457) hat in den Wandungen der Endodermzellen nichts von plasmatischen Verbindungen auffinden können und verneint sogar dort das Vorkommen von Tüpfeln. Kienitz-Gerloff (1891, S. 22) wollte in einem Fall, nämlich im Rhizom von Polypodium vulgare, Verbindungsfäden gefunden haben, „die von den Plasmakörpern der Endodermzellen sowohl gegen die Elemente des primären Parenchyms als auch gegen die des Gefäßbündels ausstrahlen.“ Die Plasmabrücken seien hier stark und bildeten „einfache Brücken zwischen den Plasmakörpern der Nachbarelemente.“ Arthur Meyer (1896) zeigt dagegen, daß sich der genannte Forscher in Bezug auf diesen Fall derselben Täuschung wie Terletzki hingegeben hat, indem von eigentlichen Plasmaverbindungen keine Rede sein kann, sondern höchstens von Tüpelfüllungen. Zu meinen Untersuchungen an Querschnitten von Ophioglossum verwandte ich im Wesentlichen das von Arthur Meyer (1897) empfohlene Verfahren. Es zeigten sich zwischen Epiblem- und Rindenzellen und diesen untereinander Plasmaverbindungen, die das gewohnte Aussehen haben. Besonders deutlich und häufig sind sie zwischen den Parenchymzellen des inneren Teils der Rinde. Zwischen Endodermzellen und Rindenzellen, sowie zwischen Endodermzellen und Zellen des Leitbündels waren sie jedoch nicht sichtbar zu machen. Es ist mir also niemals gelungen, in irgend einer Wand der Endodermzellen Plasmabrücken nachzuweisen. Daß innerhalb des Caspary'schen Streifens selbst mit dem genannten Verfahren keine Verbindungen sichtbar zu machen sind, kann nicht wundern, da sich ja der Caspary'sche Streifen, wie S. 21 erwähnt, mit Pyoktanin intensiv blau färbt. Tüpfel in den Radial- und Tangentialwänden waren bei Ophioglossum zu konstatieren. Daß auch innerhalb des Caspary'schen Streifens Tüpfel auftreten, haben die Untersuchungen, die auf S. 23 mitgeteilt sind, gezeigt.

Herr Professor Meyer hat diese Frage noch bei anderen Pflanzengruppen prüfen lassen, und es scheint ihm fast, als sei das Fehlen der Plasmabrücken eine wichtige und charakteristische Eigenschaft der Endodermen im allgemeinen.

2. Bau der Sekundärendodermzellen.

Außer den im vorigen Kapitel erwähnten Farnen geht bei allen übrigen das Primärstadium der Endodermzellen schon früh in das Sekundärstadium über, das die Endodermis bis zur Wurzelbasis beibehält. Je nach der Auflagerung der verkorkten Lamelle müssen wir bei den Farnen zwei Arten von Sekundärendoderm-

zellen unterscheiden. Es tritt nämlich der merkwürdige Fall ein, daß bei einigen Farnen die Auflagerung der Lamelle nur auf der Tangentialinnenwand der Primärzellen erfolgt; bei andern Farnen dagegen wird die Suberinlamelle simultan ringsherum auf der Innenfläche der Wandschicht der Primärzelle angelegt. Letzterer Fall entspricht dem durchweg bei den Phanerogamen auftretenden Zustand. Als Vertreter der ersten Art von Farnen habe ich Struthiopteris germanica, als Vertreter der letzteren Art Pteris serrulata, — tremula und Nephrolepis tuberosa gewählt. In Folgendem will ich nun zunächst die Sekundärendodermzellen von Struthiopteris einer Besprechung unterwerfen. Die hierbei angeführten Reaktionen der Suberinlamelle gelten auch für die Suberinlamellen der Endodermzellen der andern Farne. Der Casparysche Streifen bleibt in den Sekundärendodermzellen unverändert und ist durch Färbung mit Phloroglucin oder Chlorzinkjod gut sichtbar zu machen (Taf. III, Fig. 56).

Von einer 6,4 cm langen Wurzel von Struthiopteris germanica wurden im Abstand 2—4 cm von der Spitze Querschnitte angefertigt. Die Endodermzellen sind tangential gestreckt und liegen in einem Kreise angeordnet. In radialer Richtung sind sie von geringer Breite. Sie besitzen einen relativ großen Zellkern. Ihre Zellwände sind im lebenden Zustand schwach braun gefärbt.

Eine Färbung der Schnitte in Sudanglycerin lieferte folgendes Resultat. Der Protoplast hat sich an einigen Stellen in der Zelle abgehoben, an andern um so mehr zusammengeballt. Der Casparysche Streifen ist an seinem starken Lichtbrechungsvermögen zu erkennen. Auf der ziemlich dünnen inneren Tangentialwand zeigt sich bei allen Zellen der Endodermis eine deutliche Rotfärbung in Gestalt einer dünnen, zum Teil etwas welligen Lamelle (Taf. III, Fig. 53 sb). Oft auch treten kleine rundliche Kügelchen, die ebenfalls rot gefärbt sind, an dieser Stelle besonders hervor. Diese Lamelle reicht immer von dem Casparyschen Streifen der einen Radialwand bis zu dem der andern. Zuweilen zeigt sich auch auf beiden Seiten des Casparyschen Streifens stellenweise die rote Färbung; in einem Falle wurde beobachtet, daß die Lamelle bis zur Mitte des Casparyschen Streifens sich an ihm emporzog (Taf. III, Fig. 54), nie war aber eine Rotfärbung an der Tangentialaußenwand zu konstatieren. Besser noch tritt die rotgefärbte Lamelle hervor bei langsamem Erhitzen der Schnitte in Sudanglycerin. Bei Schnitten, die 3 Stunden in Sudan gelegen hatten, und bei denen die Suberinlamelle scharf abgegrenzt, tief rot hervortrat, wurde das Plasma durch nachfolgende Behandlung mit schwach wässriger Lösung von Methylviolett gefärbt. Ebenso wurden die Membranen schwach gefärbt. Es zeigte sich hierbei, daß die aufgelagerte Lamelle in die Tüpfel der Tangentialinnenwand wie bei den Phanerogamen einbiegt. Die Lamelle grenzt direkt an das Plasma. Mit Chlorzinkjod zeigen sich die Wände der Endodermzellen noch gelbbraun. Die blaue Cellulosefärbung kann nicht eintreten, da die Wände noch mit dem gelbbraunen Farbstoff imprägniert sind, der den Zellmembranen der Farnwurzeln eigentümlich ist. Zwischen den Casparyschen Streifen einer jeden Zelle liegt der ganzen tangentialen Wandfläche eine deutlich konturierte, dunkelbraun gefärbte Lamelle auf (Taf. III, Fig. 56 sb). Trotzdem sie ziemlich dick ist, und etwa die Dicke des Casparyschen Streifens erreicht, sind die Ansatzstellen der Lamelle nicht zu verfolgen. Die braun gefärbten Endodermzellen werden von conc. Schwefelsäure nicht gelöst. Bei Aufhellung sieht man an der inneren Tangentialwand eine dunkle, sich nicht lösende Lamelle. Die hierbei an der äußeren Tangentialwand sichtbare dunkle Lamelle von gleicher Dicke ist die gemeinsame Mittellamelle der Rindenparenchym- und Endodermzelle, nicht etwa eine aufgelagerte Lamelle. In conc. Chromsäure treten Tracheiden und Casparyscher Streifen deutlich durch ihre dunkle Färbung hervor. Am stärksten widerstandsfähig sind die Casparyschen Streifen, zwischen denen die aufgelagerten Suberinlamellen als helle lichtbrechende Membranen erhalten bleiben. Die Chromsäure bietet auch bei Betrachtung der Suberinlamelle ein gutes Aufhellungsmittel, da sie diese nicht wie die Javellesche Lauge angreift. Man legt am besten die Schnitte längere Zeit in ein Gemisch von gleichen Teilen Chromsäure und Wasser. Die braune Farbe der Zellen wie auch ihr Inhalt wird stark reduziert. Die intakt gebliebene Suberinlamelle tritt nunmehr bei Färbung mit Sudan und Betrachten des Schnittes in Glycerin besonders deutlich hervor. Auf diese Weise läßt sich schon bei schwacher Vergrößerung der „Schluß der Endodermis“ feststellen.

Eine Veränderung der Membranstruktur der Sekundärendodermzelle durch erhitztes Glycerin ist nicht zu bemerken. Bei Erhitzen mit Kalilauge, wobei die Mittellamellen nebst Zwickel der Rinden-

zellen deutlich hervortreten und die Zellen gebleicht werden, verquillt die Suberinlamelle stark; das Plasma hebt sich von der Wand ab, und auch der Caspary'sche Streifen quillt auf und zeigt sich gelb gefärbt. Bei Erhitzen bis zum Sieden werden große, runde Tröpfchen ausgeschmolzen, die dann im Lumen der Zelle liegen und sich mit Sudan rot färben. Die Reste der Suberinlamelle liegen in Klumpen oder als Band mitten in der Zelle, und auf diesem Band liegen dann die ausgeschmolzenen Tröpfchen.

Eau de Javelle greift die Suberinlamelle verhältnismäßig rasch an. Nach 5 Minuten langer Behandlung mit Javelle'scher Lauge ist das Plasma der Endodermzellen herausgewaschen, der Caspary'sche Streifen tritt stark lichtbrechend hervor. In der äußeren Tangentialwand der Endodermzellen ist eine deutliche Mittellamelle sichtbar. Die primäre Membran nimmt mit Chlorzinkjod jetzt die gewöhnliche grau-violette Farbe an. Der Caspary'sche Streifen, der häufig nicht die ganze Radialwand einnimmt, hebt sich, braungelb gefärbt, hervor. Auf der Tangentialinnenwand direkt aufliegend oder auch etwas von ihr abgehoben, liegen jetzt dicht gedrängt eine Reihe runder, gelbbraun gefärbter Kügelchen, Restprodukte der aufgelagerten Lamellen (Taf. III, Fig. 55). Bisweilen liegen diese Partikelchen auch auf dem Caspary'schen Streifen. Ein mit Eau de Javelle 5 Minuten behandelter Schnitt, an dem sich durch obige Färbemittel die aus der Suberinlamelle herausgefallenen Kügelchen nachweisen ließen, wurde in erhitztem Xylol oder in Chloroform ausgewaschen und dann wieder mit Chlorzinkjod gefärbt. Es zeigt sich nun doch eine ziemlich dicke, gelb (nicht sehr intensiv) gefärbte Lamelle, aufliegend auf der Mittellamelle der inneren Tangentialwand. Von den Kügelchen in ihrer früheren Größe und Zahl ist nichts mehr zu sehen; es liegen wohl noch kleinere, dunkle Körnchen der gelben Lamelle in geringer Anzahl auf. Diese gelbe Lamelle färbte sich mit Sudan schwach rot, — früher intensiv rot — die kleinen Körnchen darauf leuchtend rot. Xylol und Chloroform vermögen also nicht, die Suberinlamelle zu lösen, sondern es verschwinden bei Behandlung mit diesen Reagentien die relativ großen, durch Eau de Javelle-Einwirkung aus der Suberinlamelle herausgelösten Kügelchen. Schon durch 10 Minuten langes Liegen der Schnitte in Eau de Javelle hat sich die Suberinlamelle vollkommen gelöst. Die Zellen sind farblos, von Plasma sowie von sonstigen etwaigen Einschlüssen ist nichts mehr vorhanden. Färbung mit Chlorzinkjod läßt keine Spur von einer Gelbfärbung auf der violett gefärbten Tangentialinnenwand erkennen; jedoch ist die Färbung des Caspary'schen Streifens noch sehr intensiv. Sudanglycerin gibt ebenfalls keine Rotfärbung auf der Tangentialinnenwand. Vereinzelt liegen noch kleine Körnchen innerhalb der Endodermzelle, vornehmlich an der inneren Tangentialwand, sowie in den Ecken, die sie mit Radialwänden bildet. Diese Körnchen sind färbbar. Nach 10 Minuten dauernder Einwirkung von Eau de Javelle haben die Endodermzellen vollkommen das Aussehen ihres primären Zustandes.

Diese Untersuchungen wurden durchgängig an in 80 % Alkohol gehärtetem Material vorgenommen. Auch an frischem Material läßt sich mit Sudanfärbung die Suberinlamelle auf der inneren Wand nachweisen. In Schnitten, die in Sudanglycerin eingelegt sind, hebt sich das Plasma stellenweise von der Wand ab. Es liegt zu Klumpen geballt in der Zelle und enthält zahlreiche, kleine und große, hell- bis dunkelrot gefärbte Partikeln. Genauere Untersuchungen an frischem Material gelangen nicht besonders wegen der in dem Plasma liegenden sich stark mitfärbenden Stoffe.

Eine ausgezeichnete Färbung der Suberinlamelle ließ sich noch mit dem von Michaelis[1] empfohlenen Scharlach R[2] erzielen. Der Fettfarbstoff wurde in heißer Milchsäure gelöst. Die Suberinlamelle färbte sich mit der erkalteten Farblösung purpurrot. Ich benutzte dann noch die von Herrn Prof. A. Meyer (Bakteriol. Zentralblatt, 1. Abtlg., XXXIV. Bd., 1903, S. 578) angegebene Methode, die auf einer Färbung mit Dimethylparaphenylendiamin in 1 % wässriger Lösung und α-Naphtol in 1 % Sodalösung beruht. Die Färbung hat immer mit frisch hergestellten Lösungen zu geschehen und wird so vorgenommen, daß zunächst von der einen Farblösung einige Tropfen auf den Objektträger gebracht werden. Diesen werden gleichviel Tropfen der andern Farblösung hinzugefügt, und beides wird dann gemischt. Die Schnitte werden eine zeitlang hierin belassen und dann in Wasser ausgewaschen. Die Be-

[1] L. Michaelis, Über Fettfarbstoffe (Virchows Archiv. Bd. CLXIV. 1901).

[2] Scharlach R oder Fettponceau, bezogen von Grübler, Leipzig.

trachtung geschieht in Glycerin. Die verkorkten Lamellen nehmen eine intensive, violettblaue Farbe an (Taf. III, Fig. 59 sb). Um gute Färbungen zu erhalten, ist es jedoch zweckmäßig, die Schnitte kurze Zeit (ca. 3—5 Min.) vorher mit Eau de Javelle zu behandeln, da die braungefärbten Membranen sich gleichfalls mit den Farbstoffen blau färben, ebenso das Plasma eine schwach blaue Farbe annimmt. Die aus der Lamelle durch Eau de Javelle ausgelaugten Stoffe färben sich auch blau und liegen eventuell der Suberinlamelle auf. In einzelnen Fällen finden sich kleine, bläulich gefärbte Kügelchen auf der äußeren Tangentialwand, sie sind aber in der Minderzahl, vermutlich der Suberinlamelle ausgelaugt und nur an diesen Stellen abgelagert.[1]

Zwecks Untersuchung der Frage, ob die Sekundärendodermzellen die oben geschilderte Struktur bis zur Basis der Wurzel beibehalten, oder ob sie noch in irgend einer Weise eine Veränderung erleiden, wurden Querschnitte aus der Basalregion einer 24,5 cm langen Wurzel von Struthiopteris germanica angefertigt. Mit Sudanglycerin gefärbt zeigen die Endodermzellen in ihrem Plasma zahlreiche, kleine und große, rote Kügelchen (Taf. III, Fig. 57). Diese liegen oft rings in der Zelle herum und treten in solchen Massen auf, daß eine Unterscheidung einer Suberinlamelle nicht möglich ist. Sie zeigt sich erst bei vorheriger Behandlung der Schnitte mit verdünnter Chromsäure und Färbung mit Sudan als rote Lamelle auf der Tangentialinnenwand. Auf der Außenwand liegen im Plasma noch immer die roten Kügelchen, jedoch nicht mehr in so großer Zahl. Weit mehr liegen sie auf der Innenwand der Zelle. Bei Chlorzinkjodfärbung hebt sich die Suberinlamelle auf der inneren Wand deutlich ab, wenn auch die Betrachtung durch die im Plasma liegenden, jetzt braun gefärbten Stoffe gestört wird. Wurden die Schnitte vor der Färbung in Xylol ausgewaschen, so verschwanden die rot gefärbten Massen. Es zeigt sich die verkorkte Lamelle auf der Mittellamelle der inneren Wand aufliegend mit kleinen roten Partikelchen darauf. Auf der Außenwand liegen nur ab und zu rote Klümpchen. Die Nachfärbung der so behandelten Schnitte ergab, daß tatsächlich auch in dieser Region der Wurzel eine Suberinlamelle nur auf der Innenwand liegt, und daß sie gegen das Zellinnere, sowie gegen die ursprüngliche Mittellamelle durch keine andere Lamelle abgegrenzt ist. Bei 8 Minuten langer Einwirkung der Javelleschen Lauge hob sich die verkorkte Lamelle von der Wand ab. Rot gefärbte Massen haften ihr noch an (Taf. III, Fig. 58 sb). Es wurden dann noch einige Schnitte einen halben Tag in erwärmtes Xylol gelegt und hierauf gefärbt. Das Plasma ist in der Zelle noch erhalten, aber von den rot gefärbten Massen ist keine Spur mehr da; sie sind also durch Xylol herausgelöst und vielleicht Fett oder ein in Xylol lösliches Exkret. Die auf der inneren Tangentialwand liegende Lamelle nimmt jetzt nur schwer die rote Farbe mit Sudan an. Sehr instruktive Bilder erhält man noch, wenn man Schnitte, die in erwärmtem Xylol gelegen haben, kurze Zeit (ca. 8 Min.) mit Eau de Javelle behandelt, so daß außer den fettartigen Substanzen nun auch das Plasma entfernt ist. In den meisten Endodermzellen zeigt sich jetzt die Suberinlamelle deutlich, meist von der inneren Tangentialwand abgehoben. Bei andern Endodermzellen ist sie ganz herausgelöst.

Ganz vereinzelt fanden sich in den Wurzeln von Struthiopteris germanica auch Endodermzellen vor, die wie in dem zweiten, gleich näher zu beschreibenden Fall, die Zelle rings mit einer Suberinlamelle auskleideten (Taf. III, Fig. 59). Die Färbung ist mit Dimethylparaphenylendiamin + α-Naphtol vorgenommen. Der Caspary'sche Streifen ist deutlich wegen seiner Nichtfärbbarkeit zwischen den Suberinlamellen der zwei Zellen zu erkennen. Das in der Zeichnung außer der eigentlichen Suberinlamelle sonst blau Gefärbte stellt tiefer liegende Teile der gewellten Suberinlamelle dar. In Wurzelzweigen von Struthiopteris trat der Fall, daß die Suberinlamelle rings in der Zelle angelegt wurde, häufiger auf. Der Suberinschlauch hat sich dann meist längs der ganzen Tangentialaußenwand von dieser abgehoben. Dieser äußere Teil der Suberinlamelle färbt sich mit Sudan nur sehr schwach rot und gleicht einem dünnen hyalinen Häutchen (Taf. III, Fig. 60, 61). Wie Struthiopteris verhalten sich im wesentlichen, hinsichtlich der Anlage der Suberinlamelle, Aspidium Oreopteris, Polypodium Phegopteris und Pteris aquilina. Nur einseitige Auflagerung der Suberinlamellen konnte ich bei folgenden Farnen konstatieren: Alsophila

[1] Diese Färbung wurde mit gutem Erfolg auch zur Sichtbarmachung der Suberinlamelle in den Sekundär- und Tertiärendodermzellen von Iris germanica von mir angewandt.

australis, — celtidifolia; Aspidium violascens; Asplenium celtidifolium, — esculentum (Taf. II, Fig 62); Athyrium filix femina; Blechnum brasiliense (Erd- und Luftwurzeln); Ceratopteris thalictroides; Cystopteris fragilis (wahrscheinlich); Dictyogramme japonica; Lomaria falcata, — gibba; Onoclea sensibilis; Polypodium difforme; Woodsia ilvensis; Woodwordia caudata, — media.

Die Sekundärendodermzellen der meisten andern Farne haben (bis auf das Fehlen der Cellulose-lamelle) den gleichen Bau wie die der Phanerogamen. Es sind dies vornehmlich die Farne, deren Rinde in ihrem inneren Teil starke Sklerenchymbildung aufweist. Als Untersuchungsobjekt wählte ich Pteris serrulata.

Die Endodermis, aus schmalen Zellen bestehend, ist reich an protoplasmatischem Inhalt. Die mit Eau de Javelle behandelten und dann in kaltem Sudan gefärbten Schnitte zeigen die Suberinlamelle als überall gleichmäßig dicke, intensiv rot gefärbte Lamelle rings in der Zelle, der ursprünglichen Cellulosesubstanz aufliegend. Der verkorkte Schlauch hat sich von den Tangentialwänden häufig abgehoben, haftet jedoch fest an den Radialwänden. Eine Differenzierung des Casparyschen Streifens läßt sich hierbei nicht sichtbar machen. Färbt man ein Präparat ohne Eau de Javelle mit Sudanglycerin, so sieht man nur auf der Tangentialinnenwand und an den Radialwänden deutlich die Suberinlamelle in roter Färbung. Auf der äußeren Tangentialwand zieht sich ein schmales Band hin, an dem eine Rotfärbung infolge der tiefbraunen Färbung der angrenzenden, stark verdickten Rindenzellenmembran nur schwer zu erkennen ist (Taf. III, Fig. 63 sb). Mit Chlorzinkjod läßt sich die Suberinlamelle in bekannter Weise sichtbar machen, wobei die mit Eau de Javelle entfärbten Rindenzellen violette Cellulosereaktion annehmen (Taf. III, Fig. 64 sb). Auch für Pteris tremula ergaben sich sehr instruktive Bilder von rings angelegter Suberinlamelle. Nach Chromsäureeinwirkung liegen die verkorkten Lamellen allein im Gesichtsfeld. Die einzelnen Schläuche hängen nicht zusammen, da der Casparysche Streifen sich bald löst. Es wurde noch eine reich verzweigte Nebenwurzel aus einer Wasserkultur von Nephrolepis tuberosa (s. S. 6) untersucht; die Endodermzellen wichen in nichts von dem für Pteris beschriebenen Bau ab.

In auffallender Weise zeigt sich in den Endodermzellen einiger Formen aus der Gattung Pteris das Lumen der Zelle mit einer hellbraunen homogenen Masse erfüllt, ähnlich wie wir dies bei den Epiblemzellen von Athyrium und den Hypodermzellen von Onoclea antrafen (s. S. 11 und 16). Die braune Inhaltsmasse ergibt auch hier die gleiche Reaktion wie dort. Solche Endodermzellen besitzen Pteris aquilina, — argyrea, — tremula und — umbrosa. An frischem Material konnte ich aber die Braunfärbung des Inhalts der Endodermzellen niemals auffinden. Dagegen handelt es sich hier nicht etwa um eine durch Alkoholeinwirkung hervorgerufene Erscheinung, denn Material, das in frischem Zustand keine Braunfärbung erkennen ließ, und das ich 4 Monate in 80 % Alkohol eingelegt hatte, verhielt sich unverändert. Wir haben es jedenfalls mit einer kompakten, schleimigen oder ölartigen Substanz zu tun, die gelegentlich bei vereinzelten Exemplaren, und dann nur in den Endodermzellen auftritt. In gleicher Weise waren die Endodermzellen einiger Wurzeln von Trichomanes radicans mit diesen braunen Massen angefüllt.

Die Endodermzellen mit allseitig angelegter Suberinlamelle entsprechen also im allgemeinen den von Kroemer beschriebenen der Angiospermen; es scheint mir jedoch die Suberinlamelle in den Farnzellen etwas dicker als bei den Angiospermen zu sein, und von einer dünnen, der Suberinlamelle aufliegenden Celluloselamelle habe ich nie etwas bemerken können. Auch von einer bei den Angiospermen bisweilen auftretenden primären Zwischenlamelle, die sich zwischen Mittellamelle und Suberinlamelle einschiebt, war nichts zu finden. Ich will zuletzt noch bemerken, daß der Nachweis der Suberinlamelle und die Untersuchung ihrer Morphologie eine durchaus nicht leichte Aufgabe ist, da bei den Formen mit verdickten inneren Rindenzellen zur besseren Sichtbarmachung der Lamelle ja stets mit Eau de Javelle vorgearbeitet werden muß, welches die verkorkte Lamelle stark angreift.

Im Besitze von Endodermzellen mit rings die Zelle auskleidender Suberinlamelle sind folgende Farne: Fam. Cyatheaceae: Balantium antarcticum; Dennstaedtia davallioides; Microlepia hirta. Fam. Polypodiaceae: Acrostichum axillare (Taf. IV, Fig. 85, 86 e); Adiantum Capillus Veneris, — diaphanum, — Farlayense, — macrophyllum, — pubescens, — tenerum, — trapeziforme; Allosurus

crispus, — falcatus; Aspidium decompositum, — Filix mas (Taf. IV, Fig. 79, 80 e), — lobatum, — proliferum, — septentrionale (Taf. IV, Fig. 87 e), — spinulosum; Asplenium alatum, — Belangeri, — bulbiferum, — Fabianum, — lucidum, — Nidus, — planicaule, — praemorsum, — Trichomanes; Blechnum longifolium, — occidentale, — Spicant; Cheilanthes fragrans; Chrysodium crinitum; Cystopteris montana; Davallia bullata, — recurva; Didymochlaena lunulata; Fadyenia prolifera; Goniophlebium glaucophyllum; Grammitis Ceterach; Gymnogramme chrysophylla, — palmata; Neottopteris australasiaca; Nephrolepis tuberosa; Niphobolus Lingua; Oleandra articulata; Pellaea Wrightii; Platycerium alsicorne, grande, — Stammaria; Polybotrya quercifolia; Polypodium aureum, — Dryopteris, — fraxinifolium, — ireoides, — Lingua, — Reinwardtii, — vulgare; Polystichum anguillare, — setosum; Pteris argyrea, — cretica, — flabellata, — palmata, — serrulata, — tremula (Taf. IV, Fig. 84 e), — umbrosa; Scolopendrium vulgare; Selliguea Feei; Woodwordia radicans. Fam. Schizaeaceae: Aneimia Phyllitidis, — rotundifolia; Lygodium japonicum; Mohria caffrorum. Fam. Gleicheniaceae: Gleichenia flabellata.

Es ist eine merkwürdige Erscheinung, daß da, wo wir in der inneren Rinde Verstärkungsscheiden finden, rings geschlossene Suberinlamellen in den Endodermzellen vorhanden sind. Ich habe nur zwei Ausnahmen von dieser Regel gefunden, nämlich bei Polypodium difforme und Pteris aquilina, wo trotz der Ausbildung einer typischen, sklerenchymatisch verdickten Zone in der Rinde, die Suberinlamelle nur einseitig angelegt wird. Für letztere Form waren jedoch, wie S. 28 erwähnt, auch vereinzelte Endodermzellen mit rings angelegter Suberinlamelle vorhanden. Das umgekehrte Verhalten, daß Formen, denen die Verdickungszone der inneren Rinde fehlt, nur Endodermen mit einseitig angelegter Suberinlamelle ausbilden, scheint nicht so allgemein vorzukommen. Ich konnte diese Beziehung zwar bei 18 Formen konstatieren, dagegen zeigten Cystopteris montana, Gleichenia flabellata, Lygodium japonicum und Mohria caffrorum eine rings angelegte Suberinlamelle, obwohl ihre innere Rinde jeglicher Verstärkungszone entbehrte.

Wie bereits bekannt, verhalten sich die Arten ein und derselben Gattung hinsichtlich der Ausbildung der Verstärkungszonen verschieden. Interessant sind nun solche Fälle, wo eine Art hinsichtlich der Anlage einer Verdickungszone in der inneren Rinde eine Ausnahme von den andern Arten der ihr zugehörigen Gattung bildet. So finden wir in Übereinstimmung mit obiger Regel von den untersuchten Spezies von Aspidium, Asp. Oreopteris und — violascens als die einzigen, bei denen die innere Rinde nicht zu einer sklerotischen Verdickungszone ausgebildet ist. Diese nehmen nun aber auch in der anatomischen Struktur der Sekundärendodermzellen eine Ausnahmestellung ein, indem allein bei ihnen, abweichend von den andern Spezies die Suberinlamelle nur einseitig angelegt wird. Dieselben Verhältnisse zeigen sich bei Blechnum longifolium, occidentale und — Spicant mit stark verdickter Rinde und Blechnum brasiliense. Von 9 untersuchten Spezies von Polypodium hat P. Phegopteris allein keine Verdickungszone und dem entsprechend einseitig angelegte Suberinlamellen. Ebenso verhalten sich von 12 untersuchten Spezies von Asplenium 2, die nicht ihre innere Rinde verdicken, nämlich A. celtidifolium und A. esculentum. Woodwordia radicans zeigt Verdickungszone in der Rinde und allseitig angelegte Suberinlamelle, während W. caudata und W. media gleichmäßig gebaute Rinde und demgemäß einseitige Anlage der verkorkten Lamelle zeigen. Ähnliche sich entsprechende Fälle ließen sich noch mehrere angeben. Welche Bedeutung diese sich ergebenden Beziehungen haben, vermag ich nicht anzugeben.

Ein Tertiärzustand der Endodermzellen, also eine sekundäre Verdickung der Zellwände durch hervorragend mechanisch wirksame, meist verholzte Lamellen kommt bei den Farnen niemals vor, wie schon Russow (1872, S. 169) und Schwendener (1882, S. 26) angeben. Dafür ist das Vorkommen äußerer, mechanisch wirkender Verstärkungszonen hier sehr verbreitet (s. Kap. V).

3. Schluß der Endodermis.

Von den Endodermistypen, die Kroemer (S. 103 u. folg.) aufstellt, lassen sich bei den Farnen nur zwei angeben. Als ersten Typus, der sich mit dem Typus I von Kroemer (S. 105) deckt, müßten

wir den für Ophioglossum beschriebenen (S. 19 u. folg.) bezeichnen, bei dem das Primärstadium der Endodermis zum Dauerzustand wird. Die übrigen, diesem Typus unterzuordnenden Farne siehe S. 24 u. 25.

Der zweite Typus, der allen übrigen Farnen (in Sonderheit den leptosporangiaten Filicinen) eigen ist, enthält außer den Primärendodermzellen Sekundärendodermzellen. Wurzeln, die diesem Typus angehören, zeigen somit folgende Zonen: 1. die Embryonalzone,[1] die nur Endodermzellen im Meristemzustand enthält, 2. die Übergangszone, welche neben Embryonalzellen die ersten Primärendodermzellen aufweist, 3. die Primärzone, nur Primärendodermzellen enthaltend, 4. die Intermediärzone, die hier Primär- und Sekundärendodermzellen gleichzeitig enthält, 5. die Sekundärzone, in der die Endodermis nur Zellen im Sekundärzustand aufweist. Dieser Typus deckt sich mit keinem der von Kroemer angegebenen. Er soll an einzelnen Wurzeln erläutert werden; hierbei ist auf den „Schluß der Endodermis“ besonderes Augenmerk gerichtet worden. Unter Schluß der Endodermis versteht man den Zustand der Verkorkung sämtlicher Zellen. Es sind hierbei die Fragen zu erledigen: Erfolgt diese Verkorkung überall in sämtlichen Zellen gleichmäßig oder nicht, wo tritt sie zuerst auf und in welchem Abstand vom Vegetationspunkt? Analoge Fragen lassen sich mit Bezug auf den Casparyschen Streifen hinsichtlich seines Auftretens stellen. Beides soll zunächst an einer Wurzel von der beschriebenen Form C von Struthiopteris germanica (S. 6), die im Mai 1903 ausgegraben wurde, dargestellt werden.

Die untersuchte Wurzel war 16,3 cm lang, trug bis Seitenzweige 2. Ordnung, letztere aber spärlich. Die Verzweigung, soweit sie äußerlich wahrnehmbar ist, begann im Abstand 5,5 cm. Die Seitenzweige waren bis 3,5 cm lang. Vom Vegetationspunkt an wurden Handquerschnitte scheitelabwärts gemacht. Flächenschnitte, an denen Kroemer den Schluß der Endodermis untersuchte, lassen sich hier schlecht anfertigen. Als hindernd treten hier die geringe Breite der Endodermzellen und die dicken, braunen Rindenzellmembranen entgegen, die schwer zu durchsehen sind. Im Abstand 5 mm zeigten sich noch sämtliche Endodermzellen im Embryonalzustand. Die Siebröhren waren schon in zwei Bögen angelegt. Etwas tiefere Schnitte (ca. 5,5 mm) zeigten in einem Brennpunkt des elliptischen Leitbündels eine Tracheide, im andern Brennpunkt zwei Tracheiden angelegt; jedoch noch keine Radialwand der Endodermzellen hatte den Casparyschen Streifen. Die Anlage des Casparyschen Streifens geschieht also erst nach Ausbildung der ersten Tracheiden. Die folgenden Schnitte ließen nun zuerst den Casparyschen Streifen in den Radialwänden erkennen, die den Siebröhren gegenüberliegen.[2] Die successiven Schnitte zeigen nun den Casparyschen Streifen auch auf weiteren Radialwänden, bis schließlich auch die Endodermzellen, die den Tracheidengruppen gegenüberliegen, den Casparyschen Streifen ausbilden. Die Anlage geschieht etwa so, wie es die folgende Tabelle angibt:[3]

	Linke Hälfte der Ellipse		Rechte Hälfte der Ellipse	
Region des Schnittes v. d. Spitze gemessen	Zahl d. Radialwände ohne Casp. Streifen	Zahl der Tracheiden	Zahl d. Radialwände ohne Casp. Streifen	Zahl der Tracheiden
5,5 mm	5	1	9	2
	3	1	2	2
	2	1	1	2
	2	1	0	2
	1	1	0	2
7,0 mm	0	1	0	2

Die Anzahl der Radialwände der Endodermis beträgt 40.

[1] Die Bezeichnungen sind nach Kroemer S. 104 gewählt.

[2] Auch bei Schnitten durch die Wurzel von Osmunda regalis bestätigte sich dieses erste Auftreten des Casparyschen Streifens vor den Siebsträngen; s. auch S. 20 bei Ophioglossum.

[3] Man denke sich die in Ellipsenform ausgebildete Endodermis durch die Querachse der Ellipse so geteilt, daß jede Hälfte einen offenen Bogen um je eine Tracheidengruppe bildet. Die zwei Bögen von Siebröhren sind durch die Querachse halbiert.

Die einzelnen Zeilen der Tabelle würden also bedeuten: Von 40 Radialwänden zeigen 5 vor der einen Tracheidengruppe gelegene keine Casparysche Streifen, auf der andern Seite 9; u. s. w. Das Auftreten des Casparyschen Streifens geschieht danach ziemlich plötzlich, und in einer relativ sehr kleinen Region hat sich die Ausbildung auf sämtliche Endodermzellen erstreckt. Im Abstand 7,0 mm von der Spitze weisen sämtliche Radialwände den Casparyschen Streifen auf, und beginnt hier die Primärzone. In dieser Region geschieht auch die erste Anlage von Wurzelhaaren.

Bei Schnitten im Abstand 7,5 mm, zeigten sich die Radialwände der Endodermzellen vor der einen Tracheidengruppe, die jetzt aus 3 Gefäßen besteht zwar wieder ohne Casparysche Streifen. Aus der anormalen Lage der hier gelegenen Endodermzellen, sowie aus tiefer geführten Schnitten ergab sich jedoch, daß hier eine Seitenwurzel ihren Ursprung nahm, und waren hier bis zu 6 Endodermzellen ohne den Casparyschen Streifen, eine Erscheinung, die sehr natürlich ist, da die hier gelegenen Zellen noch Teilungsvorgängen unterworfen waren. Es ist nicht gesagt, daß die Zahl der Tracheiden nach der Basis der Wurzel zu kontinuierlich wächst, wenigstens auf kleinere Regionen hin ist dies nicht direkt ersichtlich. Ihre Zahl kann wieder abnehmen. So waren bei 10 mm Abstand wieder wie bei 5 mm auf der einen Seite eine, auf der andern zwei Tracheiden ausgebildet. Die Endodermzellen, welche den Gefäßgruppen gegenüberliegen, waren von größerem Lumen als die übrigen Zellen. (Taf. II, Fig. 32, hier 2 Radialwände ohne Casparyschen Streifen). Der Primärzustand der Endodermzellen blieb bis zum Abstande 4,48 cm bestehen. Hier waren 43 Endodermzellen, alle im primären Zustand, vorhanden — die Anzahl der Gefäße betrug 6 im einen Teil der Ellipse und 5 im andern Teil. Die Wurzelhaare begannen in dieser Region ihre Tätigkeit einzustellen. Bei tiefer geführten Schnitten trat in einzelnen Zellen nunmehr Verkorkung auf, d. h. die Suberinlamelle fand sich, in der beschriebenen Weise der inneren Tangentialwand aufgelagert, vor. Es ergaben sich Bilder, wo von 43 Endodermzellen — die Zahl der Zellen schwankte in dieser Region des Schlusses zwischen 40 und 43 — 22 Zellen ohne Suberinlamelle waren. Die folgenden Schnitte zeigten weniger Zellen letzterer Art, bis bei 4,63 cm Abstand sämtliche Zellen mit Suberinlamellen versehen waren, d. h. der vollkommene Schluß der Endodermis war hier eingetreten. Eine genauere Tabelle (wie ich sie später aufstellen werde) ließ sich hier nicht herstellen, da infolge nicht ganz horizontaler Führung des Querschnittes falsche Bilder des Schlusses entstehen würden, indem Zellen der einen Hälfte der Ellipse tieferen Regionen als die der andern Hälfte angehören können. Eine Gesetzmäßigkeit im Schluß war nicht festzustellen; jedenfalls erfolgte er auf ganz kurzer Strecke und plötzlich. Von 4,63 cm an zeigten nun die Endodermzellen durchweg den Sekundärzustand, der bis zur Basis der Wurzel erhalten blieb. Mit Rücksicht auf die Entwicklung der Endodermis ließen sich bei der vorliegenden Wurzel somit folgende Zonen unterscheiden:

Embryonalzone von der Spitze bis 5,5 mm Abstand,
Übergangszone, in der Embryonal- und Primärendodermzellen zugleich vorkommen, 5,5—7,0 mm,
Primärzone 0,70—4,48 cm,
Intermediärzone, die gleichzeitig Primär- und Sekundärendodermzellen enthält, 4,48 bis 4,63 cm,
Sekundärzone, 4,63—16,30 cm (Basis der Wurzel).

In gleicher Weise wurde nun der Schluß bei einem Wurzelzweig erster Ordnung dieser Wurzel, die im Wesentlichen dieses Jahr (1903) der Nährstoffzuführung der Pflanze diente, untersucht. Der betreffende Seitenzweig zeigte keine Verzweigungen; er war 12 mm lang mit intakter, heller Wurzelspitze. In 3 mm Abstand vom Vegetationspunkt der Wurzel traten reichlich Wurzelhaare auf; es begann jedoch in dieser Region das Epiblem zu kollabieren. Es wurden also wie vorhin sorgfältig aufeinander folgende Querschnitte gemacht, und das erste Auftreten der Verkorkung genau beobachtet. Es zeigte sich, daß die Verkorkung im Abstand 1,6 mm zuerst in einer Zelle auftrat. Es waren hier 14 Endodermzellen vorhanden; das Leitbündel enthielt beiderseits je 3 Tracheiden. Im Abstande 3 mm war der Schluß vollendet. Die Zahl der Tracheiden war dieselbe — in der Zwischenregion war sie jedoch

Variationen unterworfen; die Zahl der Endodermzellen betrug 13. Der Schluß erfolgt also auch hier sehr früh und auf ganz kurzer Strecke (1,4 mm lang).

Zur Darstellung des Schlusses wurde ein Schema (Taf. IV, Fig. 95) angefertigt. Es wurde die ellipsenförmige Endodermis oben (senkrecht über ihrem Mittelpunkt) gespalten gedacht und dann aufgerollt, so daß der elliptische Zylinder auf einer Ebene ausgebreitet ist. Es wurden im Querschnitt hier 14 Endodermzellen angenommen; die Größe einer einzelnen Zelle wurde durch ein kleines Rechteck markiert. Ist dies dunkel gehalten, so soll dies bedeuten, daß die Zelle verkorkt ist. Das Ergebnis der aufeinanderfolgenden Querschnitte wurde eingetragen. Die 2 dunkel schraffierten Längsbänder sollen den Verlauf der Gefäße darstellen, so daß direkt ersichtlich wird, welche Zellen den Tracheidengruppen gegenüberliegen. Waren nun auch nicht alle Querschnitte, zumal da sie mit der Hand geführt sind, von der gleichen Dicke, und lieferte auch nicht jeder das Bild von einer Lage von Zellen, was eigentlich bei Anfertigung des Schemas hätte zu Grunde gelegt werden müssen, so ergibt das Schema doch einen Überblick über den Schluß der Endodermis. Es zeigt sich jedenfalls daraus, daß der Schluß vollkommen regellos erfolgt, während bei der Angiospermenwurzel insofern eine Gesetzmäßigkeit eintritt, daß den Siebröhren gegenüber die Zellen zuerst geschlossen werden.

In gleicher Weise wurde noch für verschiedene andere Wurzeln der Schluß untersucht. Ein Seitenzweig 2. Ordnung derselben Wurzel von Struthiopteris, der 2,7 mm lang war, Wurzelhaare und guten Vegetationspunkt besaß, zeigte in der Region von 2,0 mm bis zur Basis abwärts Schluß der Endodermis. Eine einjährige Wurzel von Struthiopteris, die zwischen den Niederblättern von Ausläufern erst im Frühjahr 1903[1] ausgebrochen ist, und die ich unter der Form A. S. 5 näher beschrieben habe, lieferte folgendes Resultat. Die Wurzel war unverzweigt und 6,5 cm lang. Im Abstand 1,97—2,00 cm trat der Schluß ein. Es waren 33 Endodermzellen vorhanden. Die Schlußzone war also hier äußerst kurz.

Bei Aspidium filix mas begann der Schluß der Endodermis bei den reich verzweigten Wurzeln schon früh, zwischen 1 und 2 cm Spitzenabstand, bei den jungen, zwischen den Blattbasen entspringenden Wurzeln, die unverzweigt und dick sind, weit später, in ca. 6 cm Spitzenabstand. Die Region von der Spitze bis hierher, in der lediglich die Aufnahme der Nährstoffe erfolgt, war somit bei letzteren größer. Eine reich verzweigte Wurzel von Aspidium filix mas zeigte das erste Auftreten von Verkorkung in 1,5 cm Abstand; ein Seitenzweig 1. Ordnung dieser Wurzel, der 2,7 cm lang war, war an der Basis vollkommen geschlossen. Ein Seitenzweig 2. Ordnung hiervon, von der Länge 0,7 cm und ein solcher 3. Ordnung von der Länge 0,4 cm zeigten an ihren Basen die Endodermis bis auf die den Tracheiden gegenüberstehenden Zellen verkorkt (Taf. IV, Fig. 81, 82).

Für Wurzeln aus der beschriebenen Wasserkultur von Nephrolepis tuberosa S. 6 ergab sich folgendes. Bei einem Wurzelzweig 1. Ordnung von der Länge 4,7 cm mit Verzweigungen bis 2. Ordnung trat im Abstand 1,75 cm vollkommener Schluß der Endodermis ein — es waren 10 Endodermzellen vorhanden. Das Epiblem begann hier zu kollabieren, während es in der Region der unverkorkten Zellen intakt war und noch aktive Wurzelhaare trug. Die Endodermis der Wurzelzweige 2. Ordnung war nicht geschlossen. Bei den Wurzeln, die den in die Luft hineinragenden Ausläufern von Nephrolepis entsprangen und reichlichere Behaarung aufwiesen, erfolgte der Schluß der Endodermis bei einer 4,5 cm langen Wurzel im Abstand 0,8 cm von der Spitze, einer Region, in welcher von Wurzelhaaren noch nichts zu sehen war. Eine Erdwurzel von der Länge 3,0 cm zeigte bei 0,4 cm Spitzenabstand Schluß der Endodermis.

Eine genauere Untersuchung der verschiedenen Zonen wurde noch bei einer Wurzel von Pteris serrulata vorgenommen. Die Wurzel war 13,7 cm lang und wies nur Verzweigung 1. Ordnung auf. In 2,65 cm Spitzenabstand trat vollkommener Schluß der Endodermis ein. Die Intermediärzone begann bei 2,49 cm Spitzenabstand, d. h. es fanden sich hier die ersten Verkorkungen in der Endodermis. In der Primärzone zeigten sich auf einer Strecke von etwa 0,7 mm einzelne, der einen Tracheidengruppe opponiert liegende Zellen wieder mit verkorkter Lamelle ausgestattet. Wir dürfen jedoch nicht diese

[1] Die Untersuchung wurde im Juli 1903 gemacht.

isoliert liegenden verkorkten Zellen in die Zone des Schlusses einbeziehen, da ihre Verkorkung von einem Seitenzweig her angeregt zu sein schien. Es trat nämlich in 2,47 cm Spitzenabstand ein Seitenzweig aus der betrachteten Wurzel, der an seiner Basis schon Endodermzellen im Zustand der Verkorkung zeigte. Bei Schnitten in etwa 2,50 cm Abstand zeigten sich 1—5 parenchymatische Zellen des Leitbündels verkorkt. Es ergaben sich für diese Wurzel von Pteris serrulata somit folgende Zonen:

Embryonalzone von der Spitze bis 1,7 mm Abstand (Länge der Wurzelhaube ca. 0,2 mm),
die Übergangszone war so klein, daß sie kaum genau angebbar ist; sie hatte schätzungsweise eine Länge von 0,3 mm,
die Primärzone erstreckte sich von 0,2—2,49 cm,
die Intermediärzone (Primär- und Sekundärendodermzellen) reichte von 2,49—2,65 cm,
die Sekundärzone begann im Abstand 2,65 cm und umfaßte die ganze Wurzel bis zur Basis.

Die Wurzelzweige 1. Ordnung dieser Wurzel, die lediglich der Aufnahme der Nährstoffe dienten, waren vollkommen offen. Sie waren bis zu 12 mm lang. Querschnitte von der Basis zeigten das Epiblem vollkommen erhalten mit intakten Wurzelhaaren. Die Zahl der Endodermzellen an der Basis schwankte zwischen 7 und 9; sie waren alle unverkorkt.

Für eine Wurzel von Lygodium japonicum zeigte sich ebenfalls sehr früh Schluß der Endodermis, nämlich im Abstand 0,5 cm von der Wurzelspitze. Die genaue Länge der Wurzel war nicht festzustellen, da mir nur ein Stück derselben zur Verfügung stand. Sie ließ sich auf etwa 20 cm schätzen. In 1 cm Spitzenabstand erfolgte der Austritt der ersten Seitenzweige. Die Endodermis, wie überhaupt der Wurzelquerschnitt, bot hier ein äußerst interessantes Bild. Die Endodermzellen mit angelegter Suberinlamelle (ringsherum) waren sehr in die Länge gestreckt und bis zur Basis der Wurzel in der geringen Anzahl von 6 vorhanden. Diese bildeten in ihrer Gesamtheit, auf dem Querschnitt betrachtet, ein reguläres Sechseck. Nach der Spitze der Wurzel zu waren einzelne Zellen durch eine Querwand nochmals geteilt. Die Zone des Schlusses, die Intermediärzone, erstreckte sich bei der erwähnten Wurzel von 0,4—0,5 cm. Der Casparysche Streifen trat zuerst in 0,2 cm Abstand von der Spitze auf. Die Wurzel wurde also fast ganz von der Sekundärzone eingenommen; die andern Zonen waren von so geringer Länge, daß sie kaum angebbar waren.

An einer im Winter 1903 dem Boden entnommenen 7,5 cm langen Wurzel von Onoclea sensibilis trat noch früher Schluß der Endodermis ein. Dementsprechend erstreckte sich die Ausbildung von Embryonal- und Primärzone nur auf wenige Millimeter. Übergangs- und Intermediärzone waren gar nicht zu messen. Die Länge der Zonen betrug:

Embryonalzone	bis 1,0 mm,	Länge 1 mm,
Primärzone	1,0 bis 3,0 mm,	Länge 2 mm,
Sekundärzone	3,0 bis Basis,	Länge 72 mm.

Die betreffende Wurzel hatte reichlich Seitenzweige 1. Ordnung (bis 0,7 mm lang); die Verzweigung begann im Abstand von 3 cm von der Spitze. Der auffallend frühzeitige Schluß mag wohl hier mit der Jahreszeit zusammenhängen, denn es ist anzunehmen, daß, um einen wirksameren Schutz bezw. Abschluß während der Überwinterungsperiode zu bieten, die Verkorkung bis möglichst weit hinauf in die Spitze erfolgt.

Auch bei Keimwurzeln wurde die Frage nach Schluß der Endodermis einer Untersuchung unterworfen, zu der die ersten Wurzeln junger Farnpflänzchen von Adiantum, Aspidium und Pteris benutzt wurden. Die zarten Würzelchen zeigten nur selten schon Seitenzweige. Sobald die Keimwurzeln eine genügende Länge erreicht hatten, trat auch schon die Endodermis im Sekundärzustand auf. So zeigte eine 26 mm lange Keimwurzel von Pteris an ihrer Basis vollkommenen Schluß der Endodermis (8 Endodermzellen). Dagegen zeigte eine 17 mm lange Keimwurzel von Adiantum und eine 4 mm lange von Aspidium keine Sekundärendodermzellen. Letztere hatte an ihrer Basis selbst den Primärzustand noch nicht ausgebildet, obwohl je 3 Erstlingsgefäße angelegt waren.

Die Resultate der Untersuchungen dieses Kapitels lassen sich dahin zusammenfassen:

1. Die Anlage des Casparyschen Streifens erfolgt sehr früh, schon in nur wenigen Millimetern Abstand von der Wurzelspitze. Er tritt kurz nach Anlage der ersten Gefäße auf und zwar zunächst in den, den schon früher ausgebildeten Siebröhren, opponiert liegenden Zellen. Die Ausbildung des Casparyschen Streifens in sämtlichen Endodermzellen erfolgt auf einer äußerst kurzen Strecke, die bisweilen nur in Bruchteilen eines Millimeters angegeben werden kann. Die Anlage des Casparyschen Streifens beginnt, auf Querschnitten betrachtet, mit Punktform.

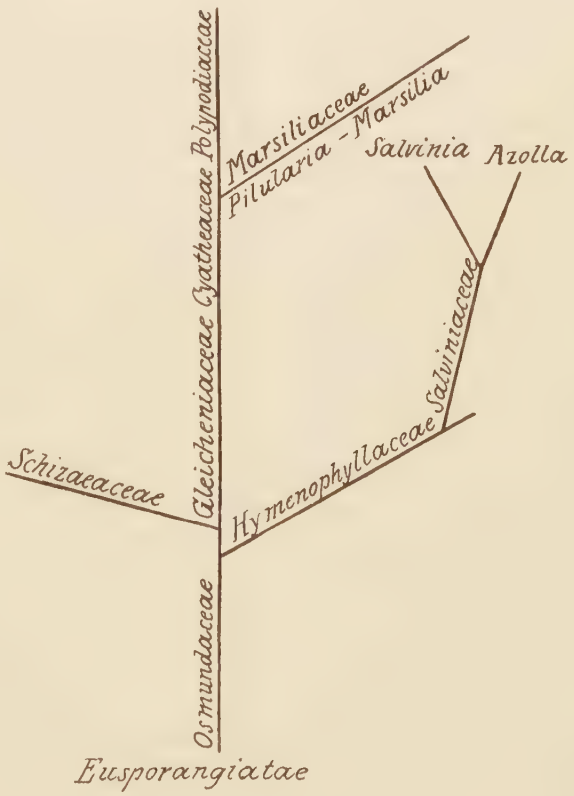
2. Die Primärzone ist gleichfalls von geringer Länge, 0,2—6 cm lang.

3. Die Intermediärzone, die Zone des Schlusses ist sehr kurz (0,3 bis 1,6 cm). Der Schluß ist unregelmäßig und erfolgt ohne irgend welche Gesetzmäßigkeit.

4. Die Seitenzweige verkorken auch schon relativ früh ihre Endodermis, ebenso die Keimwurzeln, wenn sie eine genügende Länge erlangt haben.

5. Mit eintretender Verkorkung der Endodermis beginnen die Wurzelhaare ihre Tätigkeit einzustellen, und das Epiblem fängt an zu kollabieren.

Wie schon bei Kroemer (S. 96) auseinandergesetzt wurde, hatte es nach den in der Literatur vorliegenden Angaben den Anschein, als seien die Primärendodermzellen eine ältere phylogenetische Errungenschaft des Pflanzenstammes als die Sekundärendodermzellen, die Tertiärendodermzellen wieder eine neuere als diese. Dieser Gesichtspunkt, welcher sich bei Betrachtung der Angiospermen aus naheliegenden Gründen wenig fruktifizieren ließ, sollte in den weiteren Untersuchungen fortgesetzt Berücksichtigung finden. Meine Untersuchungen haben gezeigt, daß die Tertiärendodermzellen ganz allgemein den von mir untersuchten Farnen fehlen, also sowohl den eusporangiaten Ophioglossaceen und Marattiaceen als auch den leptosporangiaten Formen. Das würde also besagen, daß diese Farne auf einer niederen Stufe der Entwicklung stehen geblieben sind, also gleichsam ältere Formen repräsentieren als die Angiospermen. Die eusporangiaten Gruppen besitzen ferner alle nur Primärendodermzellen, von den leptosporangiaten kommen solche den Hymenophyllaceen und Osmundaceen ebenfalls zeitlebens zu. Es wäre demnach zu erwarten, daß diese Gruppen zu den ältesten gehörten und zudem keine weitere Differenzierung erfahren hätten. Für die Marattiaceen, Hymenophyllaceen und wohl auch Osmundaceen scheint diese Annahme mit den Tatsachen der Palaeontologie, die z. B. in dem Schema auf S. 106 der Pflanzenpalaeontologie von Potonié ihren Ausdruck finden, zu stimmen. Wenn die als fossile Ophioglossaceen angesprochenen Reste (Potonié in Engler-Prantl, S. 472) wirklich dieser Pflanzengruppe



angehörten, so wäre auch diese Gruppe als eine sehr alte und isolierte aufzufassen. In auffallender Weise stimmt mit meinen Resultaten die Anschauung, welche der von Campbell in seinem Werke „Mosses and Ferns“ S. 421 dargestellte Stammbaum ausdrückt, den ich auf S. 35 abbilde. Nach ihm leiten sich die leptosporangiaten Filicinen von den eusporangiaten ab. Als älteste Familie der Leptosporangiaten sind die Osmundaceen dargestellt, aus denen zunächst wieder die Hymenophyllaceen als Seitenast, danach die übrigen Farnfamilien hervorzugehen scheinen. Von dieser Stelle des Stammbaums der Farne setzen nun, wie meine Beobachtungen zeigten, die Sekundärendodermzellen ein.

Hinzuweisen ist darauf, daß nicht ganz in Übereinstimmung mit diesen Anschauungen über das vermutliche Alter der Farne z. B. Engler in seinem „Syllabus der Pflanzenfamilien“ (1903) und Christ (1897) die Marattiaceen und Ophioglossaceen nach den Leptosporangiaten anführen, indem sich im Wesentlichen ihre Systematik nach den Sporangien richtet, die bei diesen zwei Gruppen eine kompliziertere Entwicklung und Bau aufweisen als bei den Leptosporangiaten. Die Hymenophyllaceen stellen genannte Forscher an den Anfang, die Osmundaceen gegen Ende der leptosporangiaten Reihe.

Wir finden nun neben normalen Sekundärendodermzellen bei den Farnen, wie wir sahen, auch noch den Fall einer einseitigen Auflagerung der Suberinlamelle. Ob letzterer Zustand vielleicht als Übergangsstadium zu dem ersteren, weit häufigeren, zu betrachten und demgemäß als ältere Form aufzufassen ist, bleibt dahingestellt.

Hand in Hand mit der successiven Entwicklung der Endodermzellen im Pflanzenreich geht merkwürdigerweise ein Nachlassen der Mächtigkeit des Casparyschen Streifens. Wie schon S. 24 erwähnt, haben die Formen, die niemals den Sekundärzustand der Endodermzellen ausbilden, ihren Casparyschen Streifen in besonders auffallender Breite ausgebildet. So ist bei den eusporangiaten Filicinen der Casparysche Streifen am breitesten, wird in seiner Breite bei den leptosporangiaten Filicinen durch die schon weniger große Breite der Radialwand reduziert, die er aber gewöhnlich ganz einnimmt, und bei den Phanerogamen, z. B. Iris, ist er nur ganz schmal trotz der oft sehr breiten Radialwand der Endodermzellen. Es ergibt sich somit folgendes Bild für die Ausbildung der Endodermis in den verschiedenen Gruppen des Pflanzenreichs:

	Stadien	Breite des Casp. Streifens im Verhältnis zur Breite der Wand	Breite des Streifens
Eusporang. Filic. + Osmundaceae, Hymenophyllaceae	Primärstadium	relativ sehr breit	bei Marattia alata bis 24 μ „ Ophioglossum vulg. 4—6 μ „ Osmunda regalis 4—5 μ
Leptosporangiate Filicinen	Primärstadium und Sekundärstadium	relativ breit	bei Struthiopteris germ. 2—3 μ „ Pteris tremula 3 μ
Phanerogamen (Monocotylen und Dikotylen).	Primärstadium Sekundärstadium Tertiärstadium	relativ schmal	bei Funkia Siebold. 2,7 μ „ Zea Mais 1,6 μ „ Iris germanica 1,5—1,6 μ

V. Die mechanischen Verdickungszonen der inneren Rinde in ihrer Beziehung zur Endodermis.

Wie schon S. 17 und 29 erwähnt, lehnen sich an die Endodermis der Mehrzahl der Spezies aus der Familie der Polypodiaceen nach außen mechanische Scheiden an, die von verschiedenen Forschern schon eingehend beschrieben sind, auf die aber hier doch kurz eingegangen werden soll, damit ihre Be-

ziehungen zur Endodermis und zum Stoffverkehr klar gelegt werden. Russow (1872), welcher diese Scheiden von der Endodermis gut unterscheidet, wendet den Ausdruck „Stützscheide“ (S. 81) an, solange es sich nur um eine Lage von Zellen handelt, die dicht um die Endodermis liegen und ihre Wände einseitig stark verdicken und bräunen (s. Asplenium bulbiferum). Erstreckt sich die Verdickung und starke Braunfärbung auf mehrere Zellschichten der inneren Rinde, so spricht er von „Sklerenchymmassen“ (S. 104 und Taf. XI, Fig. 35).

Poirault (1893) bezeichnet jede der Endodermis außen anliegende sklerenchymatisch verdickte Zone der Rinde in den Farnwurzeln als „anneau scléreux“. Bei de Bary (1877, S. 433) und in „Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien“ (Sadebeck, 1902, S. 61) werden sie mit dem von Schwendener zuerst dafür eingeführten Namen „Stereome“ oder „Stereomscheiden“ belegt. Schwendener (1882) beschreibt wohl am eingehendsten diese sklerenchymatisch verdickten Zonen der inneren Rinde und nennt sie hier „Außenscheiden“. Er hat im allgemeinen die Endodermzelle nicht absolut scharf von den Sklerenchymzellen der „Schutzscheide“ getrennt. Auch bei den Farnen rechnet er (S. 15 und Taf. I, Fig. 5 und 9) die Tangentialwand der Rindenzelle zu der Endodermzelle, jedoch schreibt er S. 51: „Ist die Scheide selbst dünnwandig und die Außenscheide, wo sie vorhanden, ursprünglich in zwei opponierten Längszonen mit Durchgängen versehen, wie bei den meisten Farnkräutern, so bilden die verdickten Rindenzellen oft mächtige, rinnenförmige Schienen, die sich im Querschnitt nach den Rändern hin mondsichelartig verjüngen.“ Die mechanischen Verdickungsscheiden der inneren Rinden weisen nach meinen Untersuchungen einen sehr komplizierten und mannigfach gestalteten Bau auf, indem sie sich allermeist aus 2 verschiedenen Elementen, aus Sklerenchymfasern und aus Sklerenchymzellen, zusammensetzen. Ich habe das mir zur Verfügung stehende Material daraufhin durchgesucht und je nach dem verschiedenen Bau und Zusammensetzung dieser, die Endodermis umgebenden, sklerenchymatischen Belege drei Typen aufstellen können.

Typus I. Die Endodermis wird umgeben von einer mehr oder weniger starken sklerenchymatischen, zuletzt geschlossenen Scheide, die sich zusammensetzt aus zwei, den Siebteilen radiär gegenüberliegenden Belegen von Sklerenchymfasern und zwei diese verbindenden, in Querschnitten keilförmigen Belege dunkler gefärbter, stark getüpfelter Sklerchymzellen, die den Tracheidengruppen opponiert liegen. Hierher gehört zunächst Aspidium Filix mas, das in sehr schöner Weise die Ausbildung der Verdickungszone zeigt. Taf. IV, Fig. 79 stellt einen Querschnitt durch die mittlere Region einer Wurzel dieses Farns dar. Das Leitbündel wird zunächst von der Endodermis umgeben. Diese wird ihrerseits von einer starken Scheide sklerenchymatischen Gewebes begrenzt, das sich gegenüber den Siebteilen aus zwei im Querschnitt mondsichelförmigen Komplexen von Sklerenchymfasern und zwei keilförmigen Komplexen von Sklerenchymzellen vor den Tracheen zusammensetzt. Auf dem Querschnitt betrachtet sind letztere Zellen, weitlumiger, noch nicht so stark verdickt und reichlich mit Tüpfeln versehen, sowie von braunerem Ton als die Sklerenchymfasern. Letztere sind im Querschnitt gleichmäßig stark verdickt — bis fast zum Schwund des Lumens — und von länglichen Tüpfelkanälen durchsetzt. Die sie aufbauenden Lamellen sind von gelber Farbe, nur die zuletzt aufgelagerten braun. Mittels des Schulzeschen Macerationsverfahrens lassen sich die Fasern leicht isolieren, verlieren dabei aber ihre gelbe Farbe. Die Fasern sind gewöhnlich beiderseits zugespitzt und mit zahlreichen, schräg gestellten, länglichen Tüpfeln versehen, die sich bei Färbung mit Safranin noch deutlicher sichtbar machen lassen (Taf. III, Fig. 72—77). Ihre Länge ist sehr variabel, meist 400—1500 μ; es kommen aber auch kürzere und länger gestreckte Elemente vor. Ihre Breite ist dagegen ziemlich konstant — 25—40 μ. Wir haben also hier typische Sklerenchymfasern vor uns, die mit ihren langen zugespitzten Enden fest ineinander greifen und mechanisch gut wirksame Stränge bilden. Anders sind die den Tracheen opponiert liegenden Zellen des sklerotischen Gewebes gebaut. Die Tüpfel sind nicht schräg gestellt und weit größer und zahlreicher als bei den Fasern (Taf. III, Fig. 69—71). Die Zellen sind relativ kürzer als die Faserzellen, jedoch auch viel-

fach beiderseits mehr oder weniger zugespitzt. Ihre Länge ist konstanter — 200—700 μ; ihre Breite mißt 33—50 μ. Diese soeben beschriebenen Zellen können wir als Sklerenchymzellen bezeichnen. Übergänge zwischen beiden Zellarten kommen natürlich vor, wie auch de Bary (1877, S. 442) schreibt: „Die sklerotischen Elemente der Farne und Hydropteriden sind teils amylumführende Faserzellen, teils spezifische Sklerenchymelemente, die Arbeitsteilung zwischen beiden Formen aber nicht streng durchgeführt und eine scharfe Sonderung beider nicht möglich.“ Auch Übergänge zwischen den Sklerenchymelementen und den parenchymatischen Rindenzellen kommen vor. Letztere sind ziemlich lang gestreckt — 200—500 μ. Ihre Querwände sind in den äußersten Schichten horizontal, nach innen zu, wo die Zellen der äußeren Rinde in Sklerenchymzellen übergehen, schräg gestellt.

Der Verdickungsprozeß beginnt in der direkt an die Endodermis grenzenden Rindenzellschicht und schreitet mit dem Alter der Wurzel nach außen fort, so daß schließlich bis 10 Zellschichten davon ergriffen sind. Die Braunfärbung geht von der Mittellamelle aus, die demgemäß auch am tiefsten braun gefärbt ist und bei Einwirkung von Eau de Javelle am längsten die braune Farbe behält. Eau de Javelle löst den braunen Farbstoff, indem es ihn zunächst in schwarz, dann in karminrot überführt. Wie mir meine Untersuchungen zeigten, werden die dunkelbraunen, die Membranen der Sklerenchymzellen aufbauenden, Stoffe von Eau de Javelle schneller herausgelaugt, als die mehr gelben der Fasern. Schon in jüngeren Stadien geben die vor den Gefäßen liegenden Zellen nach Eau de Javelle-Behandlung eine reinere violette Cellulosefärbung mit Chlorzinkjod als die Faserzellen (Taf. IV, Fig. 80 D). Poirault (1893, S. 126) erwähnt, daß durch Kalilauge die Sklerenchympartien über den Gefäßbündeln eine braunrote, die über den Siebteilen eine düstere Farbe annehmen. Das Verhalten der gelb- bis braunwandigen Membranfarbstoffe gegenüber anderen Reagentien habe ich auf S. 8 näher beschrieben.

Bei vielen der hierher gehörigen Farne z. B. Acrostichum axillare (Taf. IV, Fig. 85), Niphobolus Lingua etc. sind die Sklerenchymfaserbelege der Außenscheide nach außen von einer Schicht von Sklerenchymzellen umgeben, die denselben Bau wie die der keilförmigen Ausschnitte vor den Tracheiden aufweisen. Sie sind wie diese dann dunkelbraun und nur einseitig auf ihrer Tangentialinnenwand verdickt. Die Verdickung der Sklerenchymzellen kann also auch nur einseitig erfolgen. In diesem Falle beschränkt sich die Verdickung zuweilen nur auf die eine große, unmittelbar an die Endodermis angrenzende Zelle, indem nur diese ihre innere Tangentialwand stark verdickt und bräunt (Taf. IV, Fig. 85). Große und relativ viele Tüpfelkanäle durchsetzen aber dann die dicke Membran.

Es fragt sich nun, wie verhält sich die Endodermis hinsichtlich ihres Schlusses gegenüber der Anlage dieser Verdickungszonen. Bei einer Wurzel von Acrostichum axillare trat in 0,75 cm Spitzenabstand Schluß der Endodermis ein, während eine Verdickung der Zellmembranen der inneren Rinde sich erst in 1,15 cm Spitzenabstand bemerkbar machte (Taf. IV, Fig. 86). Gegenüber den Siebröhren zeigten sich hier zuerst auf dem Querschnitt zwei Zellschichten kleiner Zellen, die ihre Wandungen verdicken und gelb färben. Gleichzeitig war gegenüber den Primordialgefäßen die direkt an die Endodermis grenzende Rindenzelle, die von weiterem Lumen ist als die übrigen Rindenzellen, schon schwach an ihrer inneren Tangentialwand verdickt. Das Epiblem war in 1,15 cm Spitzenabstand schon kollabiert. Der Schluß der Endodermis erfolgt somit vor der Ausbildung der Verdickungszone der Rinde; ebenso ist das Epiblem schon kollabiert. Wie in Kapitel IV gezeigt, tritt Schluß der Endodermis bei der Farnwurzel schon relativ früh ein, so daß nur ein geringer Teil der Wurzel der mechanischen Verdickungszone entbehrt.

Zu diesem Typus I sind folgende Farne zu zählen:

a. Solche, von dem für Aspidium Filix mas beschriebenen Bau: Aspidium lobatum, — spinulosum, — proliferum, — falcatum (da Leitbündel triarch, hier 3 Durchbruchsstellen). Chrysodium crinitum. Davallia bullata, — recurva. Polypodium aureum, — Dryopteris, — fraxinifolium, — ireoides, — Lingua, — Reinwardtii, — vulgare.

b. Solche, bei denen, wie bei Acrostichum axillare, Sklerenchymzellen noch rings die Sklerenchymfaserbelege umkleiden und vor den Tracheiden nur je eine große, auf der Innenwand verdickte,

stark getüpfelte Sklerenchymzelle ausgebildet ist: Goniophlebium glaucophyllum, Niphobolus Lingua, Selliguea Féei, Platycerium alsicorne, — grande, — Stammaria. Bei den Platycerien-Arten erlangt die Verdickungszone eine erstaunliche Mächtigkeit.

Nicht zu verwechseln mit diesen Sklerenchymzellenverbindungen zwischen den Sklerenchymfaserbelegen sind in diesen Schichten die offenen Stellen vor den Tracheiden, die den Durchtritt eines Wurzelzweigs ermöglichen sollen. In solchem Falle sind vor der betreffenden Tracheidengruppe die Zellen der inneren Rinde noch nicht so stark verdickt und weniger gebräunt und zeigen bei Querschnittsansicht ganz das Ansehen der Zellen des äußeren Rindenparenchyms (s. dazu Schwendener 1882, S. 16, 17).

Da, wie erwähnt, Übergänge zwischen Sklerenchymfasern und Sklerenchymzellen vorkommen, so bleibt die Entscheidung, ob zwei dunkle Sklerenchymzellenstreifen, welche die Sklerenchymfaserbelege verbinden, vorkommen, oder ob ein einheitlicher Sklerenchymzylinder vorhanden ist, immerhin sehr zweifelhaft. Überall da, wo sich auf Querschnittsbildern von den Tracheidengruppen nur etwas anders gestaltete braune sklerotische Zellen zeigten, wobei besonders auf die stärkere Tüpfelung — die Tüpfel haben relativ breite Kanäle — geachtet wurde, habe ich diese zu Typus I gestellt, z. B. Aspidium falcatum. Waren jedoch keine anders gebauten Zellen in dem Verdickungsring vor den Tracheiden auf dem Querschnitt zu beobachten, so wurden die Formen zu dem nun folgenden Typus II gestellt.

Typus II. Die Endodermis wird umgeben von einem rings geschlossenen, breiten Ring typischer Sklerenchymfasern, der vor den Tracheiden nicht durch Sklerenchymzellen unterbrochen wird. Hierher sind zu rechnen: Allosurus crispus, — falcatus. Aspidium decompositum. Blechnum longifolium. Polybotrya quercifolia. Polystichum setosum. Pteris aquilina, — argyrea, — cretica, — palmata, — serrulata, — tremula (Taf. IV, Fig. 84), — umbrosa.

Bei den genannten Arten von Pteris, außer Pteris palmata, setzt sich die Verdickungszone aus weniger stark verdickten Sklerenchymfasern zusammen, die aber beiderseits lang zugespitzt sind und beträchtliche Länge haben. Auf Querschnitten sind Tüpfel nicht wahrnehmbar, jedoch zeigt maceriertes Material reichliche, aber sehr zarte, schräg gestellte Tüpfel.

Zu diesem Typus sind noch einige Spezies von Adiantum zu stellen, da sie auch eine ringsum gleichartige Scheide besitzen. Wegen ihrer eigenartigen Ausbildung der Verdickungszonen verdienen sie jedoch einzeln besprochen zu werden. Bei Adiantum diaphanum ist die Verdickungszone sehr regelmäßig gestaltet und besteht aus 2—3 Schichten von Sklerenchymelementen. Die innerste Schicht wird von Elementen gebildet, die mit ihrer breiten Seite dem Leitbündel zugekehrt sind. Die äußersten Schichten stehen, auf dem Querschnitt betrachtet, palissadenartig mit ihrer schmalen Breitseite auf diesen. Die Elemente sind teils sehr lang gestreckte, scharf zugespitzte Faser, jedoch ohne länglich, schräg gestellte Tüpfel; sie sind mit sehr kleinen, runden Tüpfelkanälen versehen. Bei Adiantum tenerum ist die Verdickungszone ebenfalls ziemlich regelmäßig ausgebildet. Ihre innerste Schicht setzt sich aus 6—7 großen, weitlumigen Sklerenchymelementen zusammen, um die sich 2—3 Lagen engerer Sklerenchymfasern herumlagern, die aber nur sehr spärlich schräg gestellte Tüpfelungen zeigen. Die 6 großen Zellen sind dagegen isodiametrisch gebaut, von relativ geringer Länge, aber ziemlicher Breite — ca. 140 bis 440 μ lang und 70—90 μ breit (Taf. III, Fig. 65—68). Ihre Kanten sind gewöhnlich zu einem oder zwei spitzartigen Fortsätzen ausgewachsen, die ein festes Ineinandergreifen der Zellen ermöglichen. Ihre dicken Wandungen sind gleichmäßig rings verdickt und reichlich von kleinen runden Tüpfeln durchbrochen, so daß wir diese Elemente als Sklerenchymzellen bezeichnen können. Ähnlich sind die Verdickungszonen von Adiantum Farlayense und Ad. trapeziforme gebaut, indem die an die Endodermis angrenzende Schicht sich aus weitlumigen, in u-förmiger Weise verdickten Zellen zusammensetzt, die übrigen Zellen aber ringsum gleichmäßig verdickt sind.

Typus III. Die Endodermis wird umgeben von einem ringsum gleichartigen Ring kurzer, stark einseitig verdickter, ungetüpfelter Sklerenchymfasern.

Hierher gehört Aspidium septentrionale, bei dem die Verdickungszone sich im wesentlichen aus einer Zellschicht sehr stark einseitig verdickter Sklerenchymfasern zusammensetzt (Taf. VI, Fig. 87). Die Verdickung erfolgt durch einseitige Auflagerung von Lamellen auf die Tangentialinnenwand und schreitet fast bis zum Schwund des Lumens vor. Die aufgelagerten Lamellen sind nicht einheitlich gefärbt, sondern es wechseln braun gefärbte mit gelben ab. An Längsschnitten oder an maceriertem Material erweisen sich diese Sklerenchymelemente als relativ kurze, aber ziemlich breite Sklerenchymfasern (Taf. IV, Fig. 88—92). Da sie sich mit ihren lang zugespitzten Enden fest ineinander schieben, so zeigen sich auf Querschnitten oft 2 Faserenden, in der Tiefe der Verdickungszone, quer getroffen; in der Tat aber ist bei diesem Farn nur eine Zelllage vorhanden. Eine dünnere Stelle in der sonst homogenen Scheide wird vor den Tracheidengruppen dadurch hervorgebracht, daß die einseitige Verdickung der Wand in den dort liegenden Faserzellen weniger stark ausgebildet ist (Taf. IV, Fig. 87 D). Merkwürdigerweise sind auf dem Querschnitt niemals Tüpfelkanäle zu beobachten, selbst nicht in den, den Tracheiden opponiert liegenden Zellen. Auch an maceriertem Material sind Tüpfel nicht wahrnehmbar. Das Lumen (l) wird hier nur von einem ganz schmalen Spalt gebildet. Die Länge der Fasern beträgt ca. 300—400 μ, ihre Breite 40—60 μ. Bei anderen hierher gehörigen Farnen sind die so gebauten Sklerenchymfasern auch von größerer Länge wie z. B. bei Scolopendrium vulgare (Taf. IV, Fig. 93), bei dem eine durch Maceration isolierte Faser 600—900 μ mißt. Von den zu diesem Typus gehörigen Farnen sind ebenso wie Aspidium septentrionale gebaut: Asplenium Belangeri, — bulbiferum, — Fabianum, — Nidus, — planicaule, — praemorsum, — Trichomanes; Gymnogramme chrysophylla; Neottopteris australasiaca. Bei Asplenium praemorsum wird die Verdickungszone nur aus 6 großen Sklerenchymfaserzellen gebildet. Die Verdickungszone besteht aus 2 Schichten von Faserzellen bei Asplenium lucidum, aus 3 und mehr Schichten bei Asplenium alatum, Grammitis Ceterach und Scolopendrium vulgare. Bei letzteren Farnen finden sich wohl die mächtigsten Außenscheiden.

Diese in so eigenartige Wege geleitete Ausbildung der verdickten, sklerenchymatischen Außenscheiden erklärt Schwendener (s. S. 45 u. folg.) wesentlich aus mechanischen Momenten, eine Auffassung, der wir durchaus beitreten müssen.

Bei dem betrachteten Typus I liegen die zwei Belege von Sklerenchymfasern bei Wurzelzweigen oben und unten. Sie machen die Wurzeln in der Längsrichtung zugfest und liefern einen lokal mechanischen Schutz für die Siebröhren. Wenn die Sklerenchymfaserbelege durch vor den Tracheiden sich ausbildende Sklerenchymzellen zu einem geschlossenen sklerotischen Ring verbunden werden, oder wenn ein geschlossener Ring gleichartiger, festigender Elemente wie bei Typus II und III gebildet wird, wird die Wurzel in zweckmäßiger Weise auch zugleich gegen Zug und Druck in der Querrichtung gefestigt (s. Schwendener, 1882, S. 49).

Aus der mächtigen Entwicklung der Außenscheiden glaubt Schwendener auch auf eine physiologische Bedeutung schließen zu können, indem er S. 58 schreibt „die Vermutung liegt nahe, daß ihre Leistungen bei dauerndem Wassermangel sich nicht bloß auf den rein mechanischen Widerstand gegen radiale oder longitudinale Druck- und Zugkräfte beschränken, sondern dem leitenden Gewebe der Wurzel noch in einem ganz andern Sinne schützend gegen Wasserverlust und allzurasche Temperaturschwankungen zu gute kommen.“ Mit diesen Betrachtungen in Einklang ergeben sich dann auch die Resultate, die in dem Kapitel über „Beziehungen zu Klima und Standort“ (S. 52) dargelegt sind, daß Farne, die auf Felsen, Mauern und sonstigen trockenen Standorten wachsen, eine durchweg mächtige Ausbildung von Außenscheiden zeigen. So besaßen die auf sehr trockenen und sonnigen Standorten anzutreffenden Farne wie Aspidium septentrionale, Grammitis Ceterach, Scheiden von ungeahnter Mächtigkeit. Danach wäre dann auch erklärlich, daß in den stark verdickten Scheiden der Farne von Typus III jegliche Tüpfel fehlen, wodurch der Austritt von Wasser in Perioden der Trockenheit und da, wo Epiblem und Rinde schon kollabiert sind, vielleicht wesentlich erschwert wird.

Man könnte daran denken, daß bei Typus I die Lücken in dem sklerotischen Gewebe vor den Tracheidenkomplexen den Eintritt von Wasser und Nährstoffen erleichtern sollten, während die Sklerenchymfaserbelege vor den Siebteilen den Verkehr der im Wasser gelösten Stoffe hindern könnten.

Dem ist jedoch entgegen zu halten, daß, wie sich S. 38 ergab, der Schluß der Endodermis und das Absterben des Epiblems längst eingetreten ist, bevor die Ausbildung der Verdickungszone erfolgt. Nach unserer Anschauung ist aber durch das Auftreten der Korklamelle in der Endodermis der Durchtritt von Nährstoffen und Salzen fast völlig unterbunden.

Wohl aber könnte man nach dem, was Schwendener fand, annehmen, daß das Wasser durch diese mechanische Scheiden relativ schwierig hindurchtreten könnte, und es wäre dann das Auftreten der dünneren und durchlässigeren Partien der mechanischen Scheiden gegenüber den Tracheiden (Taf. IV, Fig. 80, 81, 85, 87 D) verständlich. Diese Durchtrittsstellen (D) für Wasser kommen in verschiedener Form vor, entweder es wird vor den Tracheiden der mechanische Ring nur von jeiner großen, stark getüpfelten Sklerenchymzelle unterbrochen wie bei Acrostichum axillare (Taf. IV, Fig. 85), oder es werden bei einer homogenen Verdickungszone, wie bei Aspidium septentrionale (Taf. IV, Fig. 87) die vor den Tracheiden liegenden Sklerenchymfasern weniger stark einseitig verdickt. Bei dem Typus Ia wird der Durchtritt des Wassers gegenüber den Tracheiden dadurch erleichtert, daß die hier liegenden Sklerenchymzellen reichlich getüpfelt und weniger stark verdickt als die Fasernzellen sind (s. Aspidium Filix mas, Taf. IV, Fig. 79). Schon im primären Zustand werden die Sklerenchymzellen, noch im Bau vollkommen parenchymatisch, den Durchtritt von Wasser an diesen Stellen erleichtern gegenüber den primären Anlagen der Fasern, die Stellen stärkerer Membrananhäufung bilden.

Im allgemeinen werden somit die Resultate dieses Kapitels dahin zusammenzufassen sein:

Die Anordnung und Ausbildung der Sklerenchymelemente der Aussenscheiden erklärt sich wesentlich aus mechanischen Momenten, hat also mit der Leistung der Endodermis direkt nichts zu tun. Der physiologische Schluß d. h. Schluß der Endodermis, wodurch Schutz gegen Austritt von Nährstoffen gewährleistet wird, erfolgt stets vor dem mechanischen Schluß. Die mechanischen Scheiden lassen anscheinend Durchtrittsstellen für Wasser unter Umständen offen.

Im Alter der Wurzeln, wo das Epiblem kollabiert ist und dieser Zustand auch auf die dünnwandigen, parenchymatischen Zellen der äußeren Rinde übergreift, übernimmt die sklerenchymatische Verdickungszone den Abschluß der Wurzel nach außen und schützt so das Leitbündel in wirksamster Weise gegen mechanische Verletzungen, vielleicht auch gegen zu schnellen Wasserverlust. Die Verdickungszonen gehen in den Wurzelzweigen an Schichtenzahl zurück, fehlen aber selbst den zartesten Wurzelzweigen niemals (s. Taf. IV, Fig. 81 und 82).

Literaturverzeichnis.

Atkinson, G. F., Symbiosis in the roots of the Ophioglossaceae. (Referat: Just. Jahresber. 1893).

de Bary, A. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig, 1877.

Boodle, L. A., On some points in the anatomy of the Ophioglossaceae. Ann. of Bot. vol. XIII. 1899.

Boodle, L. A., Comparative anatomy of the Hymenophyllaceae, Schizaeaceae and Gleicheniaceae. Ann. of. Bot. vol. XIV, XV, XVII. 1900, 1901, 1903.

Brebner, G., On the anatomy of Danaea and other Marattiaceae. Ann. of Bot. vol XV. 1901.

Bruchmann, H., Untersuchungen über Selaginella spinulosa. (Referat: Just. Jahrb. 1897).

Campbell, D. H., Mosses and Ferns. London, 1895.

Caspary, R., Bemerkungen über die Schutzscheide und die Bildung des Stammes und der Wurzel. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XV. 1865—1866.

Christ, H., Die Farnkräuter der Erde. Jena, 1897.

Czapek, F., Zur Chemie der Zellmembranen bei den Laub- und Lebermoosen. Flora, 1899.

Dippel, L., Das Mikroskop und seine Anwendung. Braunschweig, 1898.

Dreyer, A., Beitrag zur Kenntnis der Funktion der Schutzscheide. Inaug.-Diss. St. Gallen, 1892.

Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Pteridophyta. I. Teil. IV. Abteilg. 1902.

Farmer and Freemann, On the structure and affinities of Helminthostachys zeylanica. Ann. of. Bot. vol. XIII. 1899.

Farmer and Hill, On the arrangement and structure of the Vascular Strands in Angiopteris evecta and some others Marattiaceae. Ann. of Bot. vol. XVI. 1902.

Faull, J. H., The anatomy of the Osmundaceae. Bot. Gazette, vol. 32. 1901.

Ford, Miss., Anatomy of Ceratopteris thalictroides. Ann. of Bot. vol. XVI. 1902.

Giesenhagen, C., Die Hymenophyllaceen. Habilitationsschrift. Marburg 1890. Flora, 1890.

Gilson, E., La subérine et les cellules du liège. (Referat: Bot. Centralblatt 1891).

Gilson, E., La cristallisation de la cellulose et la composition chimique de la membrane cellulaire végétale. (Referat: Just. Jahrb. 1894).

Goebel, K., Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena, 1901.

Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. III. Aufl. Leipzig, 1904.

Janse, J. M., Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, XIV. 1897.

Karsten, G., Morpholog. und biolog. Untersuchungen über einige Epiphytenformen der Molukken. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, XII. 1895.

Kienitz-Gerloff, F., Die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebselementen in der Pflanze. Bot. Zeitg. 1891.

Koch, L., Über Bau und Wachstum der Wurzelspitze von Angiopteris evecta Hoffm. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXVIII. 1895.

Kroemer, K., Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. Bibliotheca botanica, Heft 59. 1903.

Kügler, K., Über das Suberin. Inaug.-Diss., Halle, 1884.
Kühn, R., Untersuchungen über die Anatomie der Marattiaceen und anderer Gefäßkryptogamen. Flora, 1889.
Lachmann, P., Recherches sur la morphologie et l'anatomie des Fougères. Comptes rendus de l'acad. des sciences. CI. 1885.
Lachmann, P., Contributions à l'historie naturelle de la racine des Fougères . Ann. de la Soc. bot. de Lyon, 1889.
Meyer, Arthur, Das Irrtümliche der Angaben über das Vorkommen dicker Plasmaverbindungen zwischen den Parenchymzellen einiger Filicinen und Angiospermen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. XIV. 1896.
Meyer, A., Über die Methoden zur Nachweisung der Plasmaverbindungen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellschaft. Bd. XV. 1897.
Meyer, A., Erstes mikroskopisches Praktikum. Jena, 1898.
Meyer, A., Naphtolblau als Reagens auf Bakterienfett. Bakteriol. Centralblatt. 1. Abt. Bd. XXXIV. 1903.
Mäule, C., Das Verhalten verholzter Membranen gegen Kaliumpermanganat, eine Holzreaktion neuer Art. Habilitationsschrift. Stuttgart, 1901.
Naegeli und Leitgeb, Entstehung und Wachstum der Wurzeln. Beiträge zur wissenschaft. Bot. von C. Naegeli. Leipzig, 1868.
Pfitzer, E., Über die Schutzscheiden der deutschen Equisetaceen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VI. 1867—1868.
Poirault, G., Recherches anatomiques sur les Cryptogames vasculaires. Ann. des sciences nat. 7. sér. Bd. XVIII. 1893.
Poirault, G., Sur une particularité des racines du Ceratopteris. Journal de Botanique. Bd. V. 1891.
Poirault, G., L'oxalate de calcium chez les Cryptogames vasculaires. Journal de Botanique. Bd. VII. 1893.
Potonié, H., Lehrbuch der Pflanzenpalaeontologie. Berlin, 1899.
Rosen, F., Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. III. Kerne und Kernkörperchen etc. Beiträge z. Biologie d. Pflanz. von Cohn. Breslau, 1895.
Rostowzew, S., Recherches sur l'Ophioglossum vulgatum. (Referat: Just. Jahrb. 1891).
Rostowzew, S., Beiträge zur Kenntnis der Farngruppe der Ophioglossen. (Referat: Just. Jahrb. 1894).
Russow, E., Vergleichende Untersuchungen der Leitbündelkryptogamen. Mémoir. de l'acad. imp. des sciences de St. Pétersbourg, Bd. XIX. 1872.
Schoute, J. C., Die Stelärtheorie. Jena, Groningen, 1903.
Schwarz, F., Die Wurzelhaare der Pflanzen. Unters. aus dem botanischen Institut zu Tübingen. 1881—1885.
Schwendener, S., Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Abhandl. der kgl. Akad. der Wissenschaften zu Berlin, 1882.
Seward, A. C., The structure and affinities of Matonia pectinata. Ann. of. Bot. vol. XIII. 1899.
Shove, Miss, On the structure of the stem of Angiopteris evecta. Ann. of Bot. vol. XIV. 1900.
Sokolowa, C., Über das Wachstum der Wurzelhaare und Rhizoiden. Bulletin de la soc. imp. des Naturalistes de Moscou, 1897.
Strasburger, E., Über den Bau und die Verrichtung der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena, 1891.
Strasburger, E., Das botanische Praktikum. IV. Aufl. Jena, 1902.
Strasburger, Noll, Schenck, Karsten, Lehrbuch der Botanik. VI. Aufl. Jena, 1903.
Terletzki, P., Anatomie der Vegetationsorgane von Struthiopteris germanica und Pteris aquilina. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XV. 1884.

van Tieghem, Ph., Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires. La racine. Annal. des scienc. natur. 5. sér. Bd. XIII. 1870.

van Tieghem et Douliot, Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Annal. des scienc. natur. 7. sér. Bd. VIII. 1888.

van Tieghem, Ph., Sur la limite du cylindre central et de l'écorce dans les Cryptogames vasculaires. Journal de Botanique, Bd. II. 1888.

van Tieghem, Ph., Sur le dédoublement de l'endoderme dans les Cryptogames vasculaires. Journal de Botanique, Bd. II. 1888.

van Tieghem, Ph., Remarques sur la structure de la tige des Ophioglossées. Journal de Botanique, Bd. IV. 1890.

Vidal, L., Sur la présence des substances pectiques dans la membrane des cellules endodermiques de la racine des Equisetum. (Referat: Just. Jahrb. 1896).

Walter, G., Über die braunwandigen sklerotischen Gewebeelemente der Farne etc. Bibliotheca botanica, Heft 18. 1890.

Weiß, J. E., Anatomie und Physiologie fleischig verdickter Wurzeln. (Schutzscheide der Polypodiaceen). Flora, 1880.

Went, F. A. F. C., Über Haft- und Nährwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. Bd. XII. 1895.

Yapp, R. H., Two Malayan ‚Myrmecophilous' Ferns, Polypodium carnosum und Polypodium sinuosum. Ann. of Bot. vol. XVI. 1902.

Erklärung der Tafeln.

C = Centralzylinder. e = Endodermis. ep = Epiblem. h = Hypodermis. p = Rindenparenchym. r = Radialwand. R = Rinde. s = Siebteil. sb = Suberinlamelle. sk = Sklerenchymzelle. skf = Sklerenchymfaser. t = Tracheiden. w = Zellen der Wurzelhaube. z = Zellkern.

Da die Figuren nur in Graudruck ausgeführt wurden, so sind die durch die verschiedenen Färbungen hervorgerufenen Farben durch nachfolgende, an die betreffenden Stellen dazugesetzte Bezeichnungen ausgedrückt: bl = blau. br = braun. cr = carminrot. dbr = dunkelbraun. dvi = dunkelviolett. gb = gelb. gbl = grünlichblau. hbr = hellbraun. pr = purpur. ro = rot. vi = violett. Taf. I, Fig. 9 würde z. B. andeuten, die Epiblemzellen (ep) sind nach Eau de Javelle-Behandlung mit Chlorzinkjod violett (vi), die Rindenzellen dunkelviolett (dvi) gefärbt. Unter der Bezeichnung „Naturfarbe" verstehe ich, daß die angedeutete Färbung ohne irgendwelche Färbemethode hervorgebracht ist, somit die natürliche Farbe des betreffenden Objektes darstellt . Taf. I, Fig. 2 würde also aussagen: Epiblem (ep) und Hypodermis (h) sind in ihrem natürlichen Zustande dunkelbraun (dbr) gefärbt.

Tafel I.

Fig. 1. Aspidium Filix mas. Epiblem. Querschnitt 1 : 280.

Fig. 2. Cystopteris fragilis. Epiblem und Hypodermis. Naturfarbe dunkelbraun. Querschnitt 1 : 280.

Fig. 3. Asplenium alatum. Epiblem, Aufsicht. Tangentialer Längsschnitt 1 : 110.

Fig. 4. Dennstaedtia davallioides. Desgl. 1 : 130.

Fig. 5. Fadyenia prolifera. Epiblemzelle, Aufsicht. Tangentialer Längsschnitt 1 : 280.

Fig. 6. Onoclea sensibilis. Epiblem und Hypodermis. Querschnitt 1 : 280.

Fig. 7. Onoclea sensibilis. Querschnitt durch den Vegetationspunkt einer Wurzel 1 : 210.

Fig. 8. Athyrium Filix femina. Epiblem. Naturfarbe. Querschnitt 1 : 280.

Fig. 9. Athyrium Filix femina. Epiblem. Eau de Javelle (längere Zeit) — Chlorzinkjod. Querschnitt 1 : 280.

Fig. 10. Ophioglossum vulgatum. Eine Zellschicht der Wurzelhaube. Epiblem. Querschnitt 1 : 280.

Fig. 11, 12. Ophioglossum vulgatum. Außenwand des Epiblems. Chlorzinkjod. Querschnitt 1 : 1050.

Fig. 13. Ophioglossum vulgatum. Außenwand des Epiblems. Eau de Javelle (1 Std.) — Chlorzinkjod. Querschnitt 1 : 1050.

Fig. 14. Ophioglossum vulgatum. Epiblem. Methylenblauglycerin. Radialer Längsschnitt 1 : 280.

Fig. 15. Ophioglossum vulgatum. Zellen der Wurzelhaube. Epiblem. Rutheniumrot. Querschnitt 1 : 1050.

Fig. 16. Botrychium Lunaria. Außenwand des Epiblems aus älterer Region der Wurzel. Naturfarbe. Querschnitt 1 : 1050.

Fig. 17. Botrychium Lunaria. Epiblemzelle aus älterer Region der Wurzel. Chlorzinkjod. Querschnitt 1 : 1050.

Fig. 18. Botrychium Lunaria. Epiblemzelle aus älterer Region der Wurzel. Eau de Javelle (35') — Chlorzinkjod. Querschnitt 1 : 1050.

Fig. 19. Botrychium Lunaria. Außenwand des Epiblems aus jüngerer Region der Wurzel. Naturfarbe. Querschnitt 1 : 1050.

Fig. 20. Botrychium Lunaria. Außenwand des Epiblems aus mittlerer Region der Wurzel. Methylenblauglycerin. Querschnitt 1 : 1050.

Fig. 21. Marattia alata. Außenwand des Epiblems. Naturfarbe. Querschnitt 1 : 1600.

Fig. 22. Angiopteris evecta. Epiblem mit Wurzelhaaren. Querschnitt 1 : 280.

Fig. 23. Angiopteris evecta. Epiblem. Chlorzinkjod. Querschnitt 1 : 1600.

Fig. 24. Onoclea sensibilis. Hypodermis. Naturfarbe. Querschnitt 1 : 280.

Fig. 25. Onoclea sensibilis. Hypodermis, jüngeres Stadium. Methylenblauglycerin (kurze Zeit). Querschnitt 1 : 280.

Fig. 26. Onoclea sensibilis. Hypodermzelle mit Zellkern und Vakuolen. Querschnitt 1 : 1050.

Fig. 27. Cystopteris fragilis. Hypodermis bildet den Abschluß nach außen. Epiblem kollabiert. Naturfarbe. Querschnitt 1 : 280.

Tafel II.

Fig. 28. Onoclea sensibilis. Radiale Längswand der Hypodermzelle mit spaltenförmigen Rissen. 1 : 280.

Fig. 29. Onoclea sensibilis. Flächenansicht der Hypodermis. Plasmolyse eingetreten. 1 : 110.

Fig. 30. Cystopteris fragilis. Hypodermzelle. Naturfarbe. Querschnitt 1 : 1050.

Fig. 31. Onoclea sensibilis. Endodermzellen im Embryonalzustand. Die vor den Tracheiden liegenden Zellen sind größer. Querschnitt 1 : 280.

Fig. 32. Struthiopteris germanica. Desgl. Beginn der Bildung des Casparyschen Streifens. Querschnitt 1 : 500.

Fig. 33. Ophioglossum vulgatum. Embryonalzustand der Endodermzelle. Querschnitt 1 : 1600.

Fig. 34. Ophioglossum vulgatum. Querschnitt durch Leitbündel 1 : 210.

Fig. 35. Ophioglossum vulgatum. Anormale Lage des Streifens. Querschnitt 1 : 1050.

Fig. 36. Struthiopteris germanica. Anormale Lage des Streifens. Querschnitt 1 : 500.

Fig. 37. Struthiopteris germanica. Nachträgliche Teilung einer Endodermzelle in tangentialer Richtung. Querschnitt 1 : 1600.

Fig. 38. Struthiopteris germanica. Anfangszustand des Casp. Streifens. 2 mm Spitzenabstand. Querschnitt 1 : 1600.

Fig. 39. Ophioglossum vulgatum. Gabelung der Radialwand und des Streifens. Querschnitt 1 : 1600.

Fig 40. Ophioglossum vulgatum. Casp. Streifen in definitivem Zustand. Phloroglucin-Salzsäure. Querschnitt 1 : 1600.

Fig. 41. Ophioglossum vulgatum. Zerreißen des Casp. Streifens nach zweitägiger Behandlung mit Eau de Javelle. Querschnitt 1 : 1600.

Fig. 42. Ophioglossum vulgatum. Stück einer Querwand einer Parenchymzelle. Leistenwerk. Chlorzinkjod. 1 : 1600.

Fig. 43. Ophioglossum vulgatum. Endodermzelle; Querwand. Streifen mit Tüpfeln. Fuchsin-Jodgrün. 1 : 1600.

Fig. 44. Ophioglossum vulgatum. Endodermzelle. Querwand. Chlorzinkjod: Streifen dunkelgelb; Querwand schwach hellblau; quergeschnittene Wand violett. 1 : 2350.

Fig. 45. Ophioglossum vulgatum. Endodermzelle. Querwand. 6 Std. Eau de Javelle-Chlorzinkjod: Streifen, da, wo Tüpfel sind, reingelb, sonst mit violettem Ton überzogen; übrige Querwand violett. 1:2350.

Fig. 46. Ophioglossum vulgatum. Endodermzelle. Querwand. 2 Tage Eau de Javelle-Chlorzinkjod: Ganze Querwand gleichmäßig violett gefärbt. 1:1600.

Fig. 47. Osmunda regalis. Endodermzelle. Sich mit Sudan rot färbende Massen in der Zelle und dem Streifen anliegend. Querschnitt 1:1600.

Fig. 48. Marattia alata. Endodermis. q = Querwand mit breitem Casparyschen Streifen. Querschnitt 1:280.

Fig. 49. Pteris tremula. Radialwand einer Endodermzelle mit Casparyschem Streifen. Querschnitt 1:1600.

Fig. 50. Onoclea sensibilis. Primärendodermzelle mit Zellkern. Casp. Streifen noch in Punktform. Querschnitt 1:1600.

Tafel III.

Fig. 51. Ophioglossum vulgatum. Radialwände der Endodermis von der Fläche. Casparyscher Streifen 1:280.

Fig. 52. Struthiopteris germanica. Endodermis im Primärzustand. Anormale Lage des Casp. Streifens. Querschnitt 1:500.

Fig. 53. Struthiopteris germanica. Endodermzelle. Suberinlamelle (rot) auf der inneren Tangentialwand. Sudanglycerin. Querschnitt 1:1600.

Fig. 54. Struthiopteris germanica. Radialwand einer Endodermzelle. Die Suberinlamelle reicht bis zur Hälfte des Streifens. Sudanglycerin. Querschnitt 1:1600.

Fig. 55. Struthiopteris germanica. Endodermzelle. Eau de Javelle (5′) - Chlorzinkjod. Querschnitt 1:1600.

Fig. 56. Struthiopteris germanica. Endodermzelle. Suberinlamelle (sb) auf der inneren Tangentialwand. Chlorzinkjod. Querschnitt 1:1600.

Fig. 57. Struthiopteris germanica. Endodermzelle in 24 cm Spitzenabstand. Sudanglycerin. Querschnitt 1:1600.

Fig. 58. Struthiopteris germanica. Endodermzelle. Suberinlamelle (sb) hat sich abgehoben. Eau de Javelle (8′) - Chlorzinkjod. Querschnitt 1:1600.

Fig. 59. Struthiopteris germanica. Endodermzelle mit rings angelegter Suberinlamelle (sb). Dimethylparaphenylendiamin + α - Naphtol nach 5′ Eau de Javelle. Querschnitt 1:1600.

Fig. 60. Struthiopteris germanica. Endodermzelle mit rings angelegter Suberinlamelle aus Wurzelzweig. sb auf Tangentialinnenwand rot, auf Außenwand rosa mit Sudanglycerin. Querschnitt 1:1600.

Fig. 61. Struthiopteris germanica. Desgl. aus Wurzelzweig im Abstand 1,7 mm. 1:1600.

Fig. 62. Asplenium esculentum. Endodermzellen. Suberinlamelle (sb) einseitig. Sudanglycerin. Querschnitt 1:1600.

Fig. 63. Pteris serrulata. Endodermzelle. Suberinlamelle rings in der Zelle. Sudanglycerin. Rindenzellen zeigen die Naturfarbe. Querschnitt 1:1600.

Fig. 64. Pteris serrulata. Endodermzelle. Eau de Javelle (5′) - Chlorzinkjod. Suberinlamelle gelb. Cellulose violett. Querschnitt 1:1600.

Fig. 65, 66, 67. Adiantum tenerum. Sklerenchymzellen, durch Maceration isoliert. 1:130.

Fig. 68. Adiantum tenerum. Sklerenchymzellen mit zahlreichen kleinen Tüpfeln. 1:190.

Fig. 69. Aspidium Filix mas. Sklerenchymzellen (sk) mit runden Tüpfeln, vor den Tracheiden liegend, und Sklerenchymfaser (skf) mit spaltenförmigen Tüpfeln. Tangentialer Längsschnitt 1:130.

Fig. 70. Aspidium Filix mas. Sklerenchymzellen. Tangentialer Längsschnitt 1:130.

Fig. 71. Aspidium Filix mas. Stück einer Längswand einer Sklerenchymzelle (sk × aus Fig. 69) mit großen runden Tüpfeln. 1 : 1050.
Fig. 72, 73, 74, 75. Aspidium Filix mas. Durch Maceration isolierte Sklerenchymfaser. 1 : 110.
Fig. 76. Aspidium Filix mas. Stück der Sklerenchymfaser (Fig. 75) mit schräg gestellten, länglichen Tüpfeln. 1 : 280.
Fig. 77. Aspidium Filix mas. Stück einer Sklerenchymfaser. Der Inhalt hat sich bei der Maceration schaumartig zusammengezogen und liegt auch propfenartig in den Tüpfelkanälen. 1 : 1050.
Fig. 78. Pteris tremula. 2 Endodermzellen liegen übereinander. Suberinlamelle mit Sudanglycerin rot gefärbt. Querschnitt 1 : 280.

Tafel IV.

Fig. 79. Aspidium Filix mas. Querschnitt durch eine Wurzel. Gegenüber den Tracheidenkomplexen liegen dunkler gefärbte, reich getüpfelte Sklerenchymzellen. Naturfarbe. 1 : 110.
Fig. 80. Aspidium Filix mas. Stück eines Querschnitts durch eine Wurzel. Bei D liegen 3 sklerenchymatische Zellen, die nach Entfärbung mit Eau de Javelle die Cellulosefärbung mit Chlorzinkjod schneller annehmen. 1 : 280.
Fig. 81. Aspidium Filix mas. Querschnitt durch Seitenzweig 2. Ordnung. Die Endodermis ist bis auf die 2 Zellen vor den Tracheiden verkorkt. D = Durchtrittstelle. 1 : 190.
Fig. 82. Aspidium Filix mas. Querschnitt durch Seitenzweig 3. Ordnung in Abstand 0,4 mm. 1 : 190.
Fig. 83. Onoclea sensibilis. Querschnitt im Spitzenabstand 2 mm. Endodermis im Primärzustand. Erste Anlage der Gefäße. 1 : 210.
Fig. 84. Pteris tremula. Querschnitt durch eine Wurzel im Spitzenabstand 5 cm. 1 : 190.
Fig. 85. Acrostichum axillare. Querschnitt durch Wurzel. V = sklerenchymatische Verdickungszone. D = Durchtrittstellen. Naturfarbe. 1 : 190.
Fig. 86. Acrostichum axillare. Querschnitt durch jüngere Region der Wurzel. Verdickungszone noch nicht ausgebildet; Schluß der Endodermis schon eingetreten. Suberinlamellen mit Sudanglycerin rot gefärbt. 1 : 190.
Fig. 87. Aspidium septentrionale. Querschnitt durch Wurzel. V = sklerenchm. Verdickungszone. D = Durchtrittstellen. Naturfarbe. 1 : 190.
Fig. 88, 89. Aspidium septentrionale. Sklerenchymfaser im Längsschnitt. l = Lumen. 1 : 190.
Fig. 90, 91, 92. Aspidium septentrionale. Sklerenchymfaser, durch Maceration isoliert. l = Lumen. 1 : 190.
Fig. 93. Scolopendrium vulgare. Macerierte Sklerenchymfaser. 835 μ lang. l = lumen. 1 : 130.
Fig. 94. Längsschnitt durch den Vegetationspunkt einer Farnwurzel. Schematisches Bild. ep = Initiale des Epiblems. e = Initiale der Endodermis. c = Initiale des Leitbündels. s = Scheitelzelle. w = Wurzelhaube. 1. 2. 3. = erstes, zweites, drittes Stadium der Teilung eines Segmentes.
Fig. 95. Schema für Schluß der Endodermis bei einem Wurzelzweig 1. Ordg. von Struthiopteris germanica. Erklärung s. S. 33 des Textes.

Lebenslauf.

Geboren wurde ich, Georg Rumpf, evangelischer Konfession am 8. Juli 1881 zu Marburg a. d. Lahn als Sohn des Kürschnermeisters Carl Rumpf. Ich besuchte das Realprogymnasium meiner Heimatstadt bis zur Absolvierung des einjährigen Examens, Ostern 1896, und sodann das Realgymnasium zu Gießen, das ich Ostern 1899 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Ich widmete mich dem Studium der Mathematik und Naturwissenschaften an der Universität Marburg, weilte im Sommersemester 1901 in München und dann wieder in Marburg. Seit dem Wintersemester 1901/02 arbeitete ich im botanischen Institut unter Leitung des Herrn Prof. Arthur Meyer, wo ich mit der Anfertigung beiliegender Arbeit beschäftigt war. Vom 1. April 1904 bis zum 1. Oktober war ich als Assistent am botanischen Institut tätig.

Meine akademischen Lehrer waren die Herren Professoren und Dozenten:

In München:

Giesenhagen, Lindemann, Maas, Röntgen.

In Marburg:

Cohen, von Drach, Feußner, Heß †, Hensel, Kohl, Korschelt, Kühnemann, Arthur Meyer, Natorp, Richarz, Schaum, Schottky, Schröder, Schulze.

Allen meinen Lehrern spreche ich meinen ehrerbietigsten Dank aus.